Tome 69, nº 4 — Avril 1962

# Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus*)

## Eine Verhaltensstudie

von

**Monica IMPEKOVEN**

Zoologische Anstalt der Universität Basel

INHALT

## EINLEITUNG

Ueber den Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus* H.) liegt bis jetzt erst eine ausführliche Arbeit, „Breeding Biology and Behaviour of the Reed-Warbler" von Brown und Davies (1949) vor. Neben brutbiologischen statistisch bearbeiteten Fragen gehen die Autoren auf einige Verhaltensweisen der Adultvögel während der Fortpflanzungsperiode ein. Ueber den Jungvogel existieren nur spärliche Angaben. Die Verhaltensentwicklung dieser Art genauer zu beobachten, erscheint uns von Interesse, da ihre Lebensweise durch das Biotop, den Schilfgürtel, ein besonderes Gepräge erhält. Unsere Studie stellt sich die Aufgabe, die gesamte Ontogenese des Verhaltens darzustellen und so die besonderen Züge dieser Art in das allgemeine Bild der Singvogel-Entwicklung einzufügen.

Das erste Auftreten und die Differenzierung der Verhaltensweisen wird in chronologischer Reihenfolge geschildert. Die Postembryonalzeit lässt sich in mehrere Zeitabschnitte gliedern, deren Grenzen durch das Erscheinen und Wachstum von Organen und Reifung von Bewegungsweisen festgelegt werden, die den Vogel in neue Umweltsbeziehungen setzen. Das Verhalten von Adultvögeln interessiert uns vor allem im Zusammenhang mit der Jungenfürsorge. An anderer Stelle wird es nur erwähnt, soweit es für das Verständnis des Jugendverhaltens wichtig ist. Unsere Arbeit beschränkt sich nicht auf die Beschreibung der Präjuvenilzeit, am Ende derer der Vogel körperlich ausgewachsen ist und sich selbst erhalten kann. Sie überblickt weiterhin einen ersten Teil der

Juvenilzeit und schliesst mit dem Einsetzen der herbstlichen Zugsunruhe ab.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, danke ich herzlich für die Förderung meiner Arbeit durch stetes Interesse, reiche Anteilnahme und wertvolle Kritik, ebenso für die zur Verfügung gestellten Hilfskräfte und Versuchskäfige.

Ferner gilt mein Dank Herrn Dr. A. Schifferli und seinen Mitarbeitern Herren Dr. D. Burckhardt und Dr. U. Glutz für grosses Entgegenkommen während eines Aufenthaltes an der Vogelwarte Sempach und zahlreiche nützliche Winke.

Den Firmen Geigy AG. und La Roche möchte ich für die mir gratis überlassenen Präparate und Fliegen zu Fütterungszwecken bestens danken.

## MATERIAL UND METHODE

In den Brutperioden 1958, 1959 und 1960 beobachtete ich am Sempachersee im nähern Umkreis der Schweizerischen Vogelwarte aus dem Versteckzelt an 12 Nestern. (Diese werden in den nachfolgenden Kapiteln nach chronologischer Reihenfolge mit A bis L bezeichnet.) Mittels eines schräg über dem Nest aufgehängten Spiegels lassen sich die Bewegungen der Jungen in der tiefen Nestmulde verfolgen, was durch direkte Sicht bis zum 5./6. Tage nicht möglich ist (siehe Abb. 8 *a*). Ferner wurden Experimente für Sperrauslösung an andern Nestern durchgeführt. Nur eine Brut (2 Junge von Nest K) konnte nach dem Ausflugstag noch eingehend bis zum 25. Tag weiter beobachtet werden. Freilandstudien liefern nicht auf alle Problemstellungen genügend genaue Ergebnisse. Besonders nach Verlassen des Nestes sind die Jungen zudem im dichten Schilf für Beobachtungen sehr unzugänglich. Daher wurden folgende Vögel aus dem Nest genommen und künstlich aufgezogen:

1958:

(Aufzucht in der Zoologischen Anstalt Basel)

| Exemplare | Gruppe | Alter bei Nestentnahme | Geschlecht |
|---|---|---|---|
| Grün | | | |
| Orange | *a* | 3. und 4. Tag | |
| Gelb | | | |
| Weiss | | | |

| Exemplar | Gruppe | Alter bei Nestentnahme | Geschlecht |
|---|---|---|---|
| Grün<br>Blau<br>Gelb<br>Weiss | *b* | 6. und 7. Tag | |
| Beige<br>Rot | *c* | 9. Tag | |
| Gelb<br>Blau<br>Grün | *d* | 5. Tag | |
| Blau<br>Braun<br>Rot | *e* | 5. und 6. Tag | |
| Grün<br>Gelb<br>Rot | *f* | 5. und 6. Tag | |
| Troubadour | isoliert | 6. Tag | männlich |
| Braunweiss | ,, | 5. Tag | weiblich |
| Schwarz | ,, | 6. Tag | weiblich |
| Weiss | ,, | 6. Tag | weiblich |

Diese Vögel wurden bis zur Zugsunruhe beobachtet.

1959:

(Aufzucht in der Vogelwarte Sempach)

Drei im Thermostat geschlüpfte und mehrere dem Nest entnommene Junge wurden während einiger Nesttage beobachtet und wieder im Freiland ausgesetzt.

Folgende Vögel wurden bis zum Einsetzen der Zugsunruhe beobachtet:

| Exemplar | Gruppe | Alter bei Nestentnahme | Geschlecht |
|---|---|---|---|
| Grünlinks<br>Grünrechts | 1 | 4. Tag | weiblich<br>? |
| Krummbein<br>Orange | 2 *a* | 5. Tag | weiblich<br>" |
| Silber<br>Ocker | 2 *b* | 10. Tag | weiblich |
| Rosa | 3 | 6. Tag | männlich |
| Weiss | 3 | 5. Tag | " |
| Grün | 3 | 5. Tag | weiblich |

| Exemplar | Gruppe | Alter bei Nestentnahme | Geschlecht |
|---|---|---|---|
| Esti | 4 isoliert | 10. Tag | weiblich |
| Hellrot<br>Lila | 5 | 8. Tag | männlich,<br>weiblich |
| Rot | 6 isoliert | 10. Tag | männlich |
| | ab 22. Tag mit einem Fängling zusammen | | |
| Schwarz<br>Grün | 7 | 7. Tag | männlich<br>,, |

Die Nestlinge wurden in Kunstnestern, bestehend aus mit Sägemehl halbgefüllten und mit Zellwatte ausgepolsterten Blumentöpfen von ca. 7,5 cm Durchmesser oder in den Naturnestern, in ebensolche Töpfe eingesetzt, unter der Wärmeplatte aufgezogen. Am 9./10. Tag wurden die Nesttöpfe in Käfige gestellt, da die Jungen von diesem Zeitpunkt an nicht mehr der Wärmung bedürfen. Die Grösse der verfügbaren Käfige betrug ca. 165 cm³ für Gruppen, 50 cm³ für isoliert gehaltene Vögel. Zahlreiche schrägstehende und senkrechte dünne Holzstäbe sollten einen groben Ersatz für das Schilfbiotop bieten (Abb. 1).



Abb. 1.
Käfiganlage.

Nestjunge wurden alle 20 Minuten bis halbe Stunde gefüttert mit ein- bis zweistündiger Mittagspause von 5.30 bis 21 Uhr, ganz kleine auch nachts alle zwei bis drei Stunden. Das Futter bestand aus frischen Ameisenpuppen (bis zum 5. Tag geschält) vermischt

mit etwas Quark und Nestrovit (Vitaminpräparat von Roche, Basel), vom 4. oder 5. Tag an mit Insektenweichfutter (Marke Sluis) und geraffeltem Sepia-Schulp als Kalklieferant. Ferner wurden ab und zu Mehlkäferlarven (in den ersten Tagen ausgedrückt) und Abdomina von Heuschreckenlarven gegeben. Bei dieser Fütterungsweise entwickelten sich 0 bis 3-tägige Junge grösstenteils zu langsam. Möglicherweise ist dieser Speisezettel für die ersten Tage zu wenig variantenreich und nahrhaft (vgl. Sauer 1954, andererseits gelang nach mündlichem Bericht B. Blase die Aufzucht des Teichrohrsängers vom Ei ab bei Fütterung mit geschälten Ameiseneiern, Vitakalk, Speichel und etwas Hackfleisch und bei Wärmung mit einer elektrischen Birne). Noch verantwortlicher als die Fütterung scheint mir für normale Entwicklung die absolut gleichmässige Warmhaltung, was in den ersten Tagen recht schwierig ist.

Nach der Nestzeit wurden die Ameiseneier teilweise durch mageres Hackfleisch ersetzt. Vom 14./15. Tag an wurde noch jede Stunde einmal gefüttert bis zum 24. Tag, am 25. und 26. Tag noch alle zwei bis drei Stunden. Im Jahre 1958 für experimentelle Sperrverlängerung verwendete Versuchstiere wurden während mehrerer Wochen stündlich weitergefüttert, zum Vergleich herangezogene Kontrolltiere einmal täglich. Selbständige Jungvögel bekamen Weichfutter, Mehlkäferlarven, Fliegen und teilweise Heuschreckenlarven vorgesetzt.

## I. QUANTITATIVE ANGABEN ÜBER DIE KÖRPERENTWICKLUNG

(Vgl. Abb. 2 *a-k*, Abb. 3.)

Zum vollen Verständnis der Genese des Verhaltens gehört die Kenntnis der körperlichen Entwicklung. Diese wurde im Sommer 1959 an drei Freilandbruten (8 Junge) vom 1. bis 10. Tag und an 15 Vögeln vom Tag der Nestentnahme bis gegen Ende des ersten Lebensmonats verfolgt.

Die Mittelwerte der Kurven stammen von 4 bis 19 täglichen Messungen und Wägungen.




Abb. 2 A.
Die Körperentwicklung: *a*) 1. Tag; *b*) 2. Tag; *c*) 3. Tag; *d*) 4. Tag; *e*) 5. Tag; *f*) 6 Tage; *g*) 7 Tage; *h*) 8 Tage.

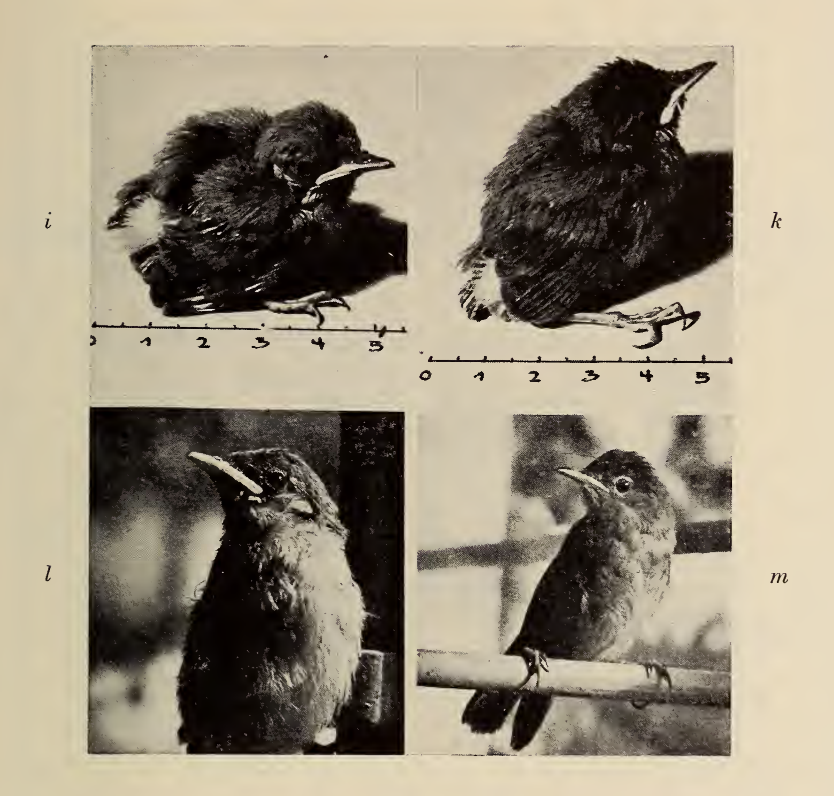



Abb. 2 B.
Die Körperentwicklung (Fortsetzung): *i*) 9 Tage; *k*) 10 Tage; *l*) 14. Tag; *m*) 26. Tag.

Die Messungen wurden in folgender Weise vorgenommen: 2. Handschwinge auf der Flügelinnenseite von der Austrittstelle aus der Haut an, Schwanz vom Austritt der 2. Steuerfeder an, Lauf von der hintern ventralen Gelenkvertiefung zwischen Mittelzehe und Lauf, Schnabel bis zum Stirnansatz, Unterarm bei Nestlingen auf der Flügelinnenseite bis Daumenbeginn. Dazu diente eine Schublere mit Skala bis Zehntelsmillimeter, gewogen wurde auf einer kleinen Pesola-Federwaage (bis 30 gr) oder einer Briefwaage.

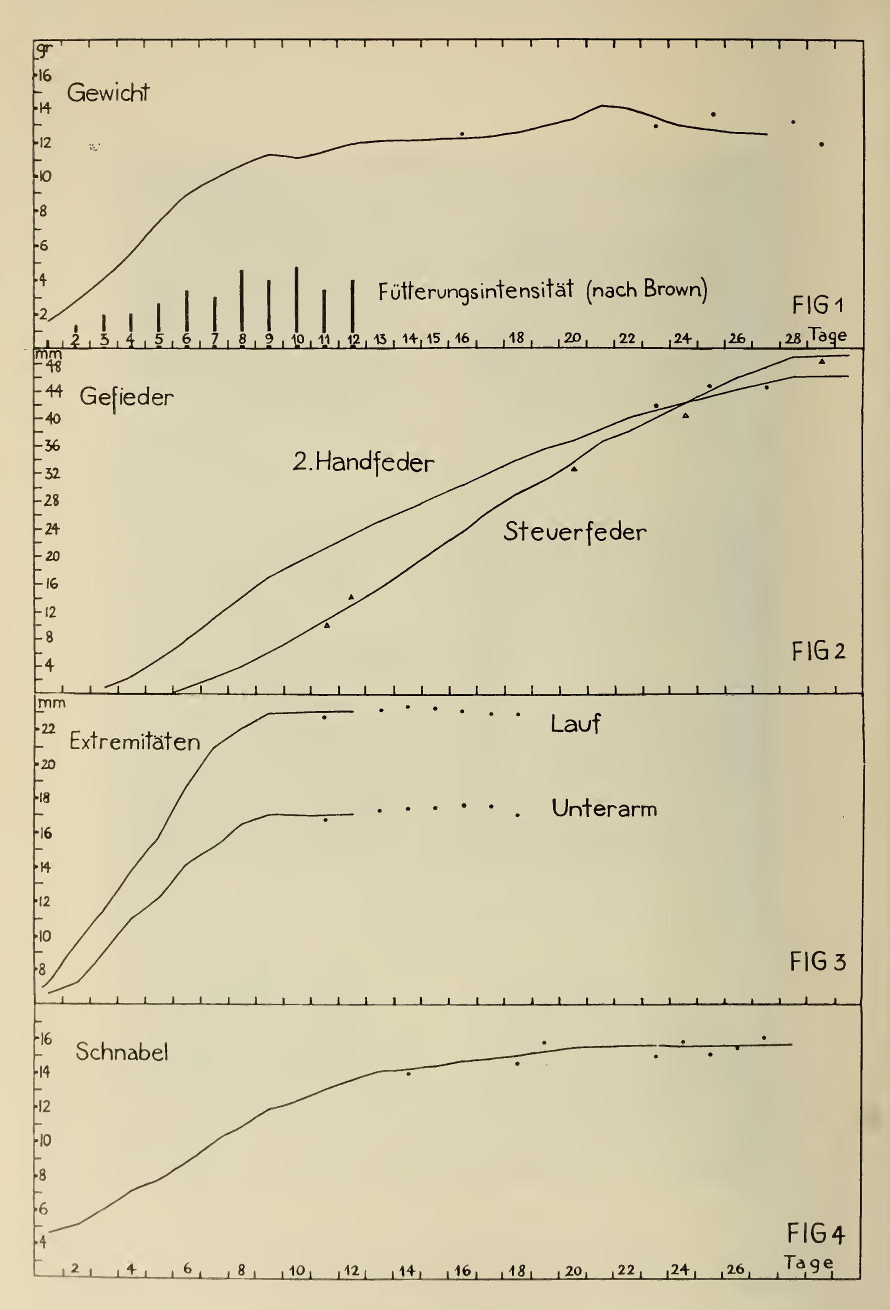



Abb. 3.
Messungen über die Körperentwicklung.

| Alter Tag | Gewicht | Gefieder | Gliedmassen | Schnabel, Wulst, Rachen | Augen | Verhalten |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 1,2–1,5 g | nackt, ohne Primärdunen, Farbe schiefergrau an künftig befiederten Stellen (rouge 120), rötlichschwarz an flurfreien Stellen (rouge 86). | Lauf zw. 6,5 u. 7,8 mm Farbe beige-lachs (orange 195), Unterarm 5,8–7,2 mm, Hand 5–5,6 mm. | Schnabel 4,2–4,8 mm, beige, Schnabelspitze schwärzlich (j. 250, r. 118), Wulst weissgelblich w. der ganzen Nestzeit (j. 320–j. 257), Rachen leuchtend gelb (orange 215), Zungenpunkte lackschwarz. | auch w. Sperren geschlossen. | Sperren, Koten, Schlafen. |
| 2. | Zunahme ca. 1 gr | speckiger Glanz, Fluren schwach sichtbar. | | Rachen gelborange (orange 211) w. der ganzen Nestzeit. | Cornea w. Sperren erstmals sichtbar | Sperren, Koten, Schlafen. |
| 3. | Zunahme ca. 1 gr | Blutkiele der Handschw. brechen hervor, Fluren deutlicher. | beginnende Pigmentierung des Laufs. | Beginnende Pigmentierung des Schnabels. | w. Sperren bis ½ mm geöffnet. | Sperren, Koten, Schlafen. |
| 4. | Zunahme ca. 1,5 gr | Blutkiele von Armschw., äussere Flügeldecken, Vorderrücken, Bauch-, Brust-, Oberarm- und Oberschenkelflur brechen aus. | Lauf rötlich-grau (r. 87, 115, 128). | Schnabeloberseite sandfarben (r. 133), Spitze etwas dunkler. | | Sperren, Koten, Schlafen. |
| 5. | Zunahme ca. 2 gr | Blutkiele von Kopf-, Hinterrücken-, Unterschenkel-, Schwanzflur am Ausbrechen. Kiele der Handschw. beginnen sich in versch. Längen zu differenzieren. | | | Augen können bis 1 mm geöffnet werden. | Sperren, Koten, Schlafen. |
| 6. | Zunahme ca. 1,5 gr | Federscheiden von Flügeldecken, Rücken-, Brust-Oberschenkel- u. Schulterflur brechen auf. Afterkranz am Ausbrechen. | Lauf grau (bleu 515). | Schnabel braungrau (rouge 114). | bis 1,5 mm | Erste Putzintentionen möglich. |
| 7. | Zunahme ca. 1 gr | Federscheiden an Kopf, Schwingen, Hinterrücken und Unterschenkel brechen auf. | | Wulst hat mit 6 Tagen grösste Breite erreicht. Langsamer Abbau (nach Wackernagel 1954). | | Beginn optischer und gerichteter Sperreaktionen. Erste Putz- und Entspannungsbewegungen. |
| 8. | Zunahme ca. 1 gr | Wirken befiedert an Rükken, Brust, Schulter und Oberschenkel. | Abnehmende Wachstumsintensität. | | bis 2,5 mm, auch ausserhalb der Fütterung häufig offen. | |
| 9. | Zunahme ca. ½ gr | Federscheiden der Steuerfedern am Aufbrechen. | | | | Sperreaktion nicht mehr geotaktisch gesteuert, sondern auf die Futterquelle gerichtet. Zunehmende Beweglichkeit. |

| Alter Tag | Gewicht | Gefieder | Gliedmassen | Schnabel, Wulst, Rachen | Augen | Verhalten |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 10. | Gewicht stationär | Wirken allerorts befiedert. | Adultgrösse erreicht. Lauf 2,2–2,4 cm. Unterarm 1,6–1,85 cm. Hand 1,45–1,75 cm. | | bis 3 mm. | Bewegungen zur Pflege und Entspannung des Körpers herangereift. |
| 11. | | Zum Ausflugszeitpunkt haben die Schwingen ca. die halbe Länge erreicht. Die Federscheiden sind zur Hälfte aufgebrochen. Die Steuerfedern haben einen Viertel der gesamten Länge. | | | | |
| 12. | | | | Abnehmendes Schnabelwachstum. Spitze am Aufhellen. | | Ausfliegen möglich, erste Flattersprünge und Pickreaktionen. |
| 13. | | | | | 3,8 mm endgültige Grösse erreicht. | |
| 14. | erneuter Anstieg | Beginnende Befiederung von Rainen zw. und aussen an den Bauchfluren, an den flurfreien Flanken. Wachstum innerer Flügeldeckfedern. Befiederung von Ohr- und Augengegend. | | | Bildung eines weisslichen Federsaums an den Lidrändern. | |
| 18. | Anstieg | | | Wachstum weitgehend abgeschlossen, ev. asymptotisch weiterwachsend. Länge ca. 1,6 cm. | | Allmähliches Einsetzen erfolgreicher Nahrungsaufnahme. Zunehmende Geschicklichkeit im Hüpfen und Fliegen. |
| 20. bis 22. | Postembryonales Höchstgewicht. Anschliessend Abnahme zum Adultgewicht von 11 bis 13 gr. | | | Zungenpunkte beginnen zu verblassen. | | |
| 25. | | Beginn der Kleingefiedermauser, ev. bevor das Grossgefieder ganz ausgewachsen ist. | | Wulst abgebaut. Schnabelfalte hat Adultgrösse erreicht. Farbe gelblich. Rachenfarbe gelb-orange (o. 196). | Befiederung der Lidränder vollendet. | Selbständigkeit i.b. auf individuelle Erhaltung erreicht. |
| 28. bis 30. | | Wachstum von Schwung- und Steuerfedern abgeschlossen. Längste Steuerfeder 4,7–5,5 cm, zweite H'schwinge 4,5–4,9 cm. Raine befiedert. | | | | |
| | | Bezeichnung der Fluren nach BURCKHARDT (1954) | | Bezeichnung der Färbungen nach SÉGUY (1936) | | |

## II. DIE ENTWICKLUNG DES VERHALTENS

### A. Die Brutzeit

Nach Brown und Davies (1949) beginnt das eigentliche Brutgeschäft in der Mehrzahl der Fälle am Abend vor dem Legen des zweitletzten Eis. (Nach dem Legen des zweiten Eis wird schon ca. ¼ der Zeit gebrütet.) In den von mir beobachteten Nestern schlüpfte das erste Junge am 13. oder Ende des 12. Tages vom Legen des zweitletzten Eis an gezählt. Die durchschnittliche Brutdauer für jedes Ei eines Geleges beträgt nach genauen Beobachtungen von Brown und Davies für 49 Eier 12 Tage, 9 Stunden mit einem Extrem von 12 Tagen 0 Stunden einerseits und 12 Tagen 14 Stunden andererseits. (Nach eigenen Beobachtungen schlüpfte in einem Fall, wo das Männchen während der Brutzeit abhanden kam, das erste normal entwickelte Junge erst am 15. Tage.) Die Brutintensität der Altvögel ist innerhalb gewisser Grenzen erblich festgelegt. Sie nimmt mit fortschreitender Brutdauer zu. Das Weibchen übernimmt den grössern Teil des Brutgeschäftes.

### B. Die Nestlingszeit

#### 1. *Das Schlüpfen.*

a) *Schlüpfdauer.*

Nach Brown und Davies überschreitet das Zeitintervall zwischen dem ersten Knacken und dem Hervorkommen des Jungen selten eine Stunde oder zwei und ist oft sehr viel kleiner (wörtlich übersetzt). Eigene Beobachtungen bestätigen dies.

Schlüpfdauer vom ersten sichtbaren Pickloch bis zur völligen Befreiung von beiden Schalenhälften:

| Freiland: | Thermostat: |
|---|---|
| 1. 17 Min. | 1 Std. 7 Min. |
| 2. weniger als 20 Min. | 1 Std. 20 Min. |
| 3. 28 Min. | 24 Std., mit Hilfe |
| 4. weniger als 30 Min. | 5 Junge starben beim |
| 5. 50 Min. (ev. durch Störung | ersten Pickloch ab. |
| 6. 1 Std. verzögert) | |
| 7. 2 Std. | |

b) *Schlüpfvorgang.*

Ueber die Durchtrennung der Schale bestehen keine eigenen Beobachtungen. Nach Brown und Davies soll das Pickloch nicht

mittels des Eizahns, sondern mit den Krallen erweitert werden. Sind die Schalenhälften voneinander getrennt, so versucht sie das Junge nach eigenen Beobachtungen durch Strecken und Zusammenziehen des Körpers abzustossen. In drei von vier genauer beobachteten Fällen befreite sich das Junge erst vom Kopfteil der Schale.

c) *Beteiligung der Altvögel.*

Bei vier genau beobachteten Schlüpfvorgängen hilft der Altvogel nicht, das Pickloch zu vergrössern. Wenn aber das Junge die Schale soweit gesprengt hat, dass sein Körper sichtbar wird, löst dies die Putztätigkeit des hudernden Partners, Männchen wie Weibchen, aus. Durch das Bepicken der freigewordenen Körperstellen wird der Nestling zur Eigenbewegung angeregt, was die Bemühungen, die Schalenteile loszuwerden, fördert. Dieses Verhalten der Eltern kann als indirekte Schlüpfhilfe gedeutet werden. Bei drei der schlüpfenden Jungen pickt der Altvogel, nachdem die Schalenhälften bereits völlig getrennt sind, kleine Schalenstückchen ab und versucht mitunter vorzeitig, die Schalenkappen abzuheben. Sobald diese abgefallen sind, werden sie aus dem Nest entfernt.

Beim Vergleich der Schlüpfzeiten von Freilandvögeln mit solchen, die am letzten Bruttag in den Thermostat gelegt wurden, stellt man fest, dass letztere im allgemeinen längere Zeiten beanspruchen, wenn der Schlüpfakt überhaupt gelingt. Abgesehen von ungenügenden Thermostatverhältnissen lässt sich diese Tatsache eventuell mit dem Fehlen der indirekten Schlüpfhilfe durch den Altvogel erklären.

## 2. *Das Sperrverhalten.*

Das Sperren ist in erster Linie eine auf das Zusammenwirken von Jung- und Altvogel eingestellte Erscheinung. Sie ist bereits bei mehreren Passeres (Holzapfel 1939, Star; Tinbergen und Kuenen 1939, Amsel und Singdrossel; Messmer 1956, Amsel; Morse-Nice 1943, Singammer; Hinde 1952, Kohlmeise; Sauer 1954, Dorngrasmücke; Marler 1956, Buchfink; Prechtl 1954, Buch- und Grünfink, Hänfling, Fliegenschnäpper, u.a.m.) beobachtet und zum Teil genauer untersucht und analysiert worden.

Die für den Teichrohrsänger typischen Eigenheiten dieses Verhaltens sind vor allem in dem durch Biotop und Lebensweise bedingte Merkmale des AAM und der Schlüsselreize zu suchen. Entsprechend der kurzen Nestperiode ist das Wachstum und die

Differenzierung der Bewegungsweisen und des Beziehungssystems auf 11 Tage beschränkt. Danach wird dieses nur noch durch Lernprozesse spezifischer. Als erstes möchten wir wissen, wie die Beziehung überhaupt zustande kommt. Anschliessend sollen die im Laufe der Nestzeit erfolgenden Aenderungen genau verfolgt und experimentell geprüft werden. Das Wachstum der Bettelbewegungen soll genau geschildert werden. Während der Nestlingszeit der Jungen tritt das Sperrverhalten auch bei den Adultvögeln wieder in Erscheinung. Als eine nicht rein „larvale", sondern latent weiter erhalten bleibende Verhaltensweise erweckt ihr erneutes Auftreten unser Interesse und fordert zum Vergleich mit der praejuvenilen Situation auf.

a) *Erste Sperreaktionen.*

Zur Frage, ob der Füttertrieb des Altvogels durch das erste Sperren des Jungvogels ausgelöst wird oder umgekehrt, wurde bei zwei Nestern das Schlüpfen des ersten Jungen und die daran anschliessenden Reaktionen von Eltern und Nestling genau beobachtet.

Im Fall A (Nest D) wird der Füttertrieb der Altvögel deutlich durch die ersten Sperreaktionen ausgelöst. Das Junge wird erstmals, noch am spitzpoligen Schalenteil hängend, 17 Min. nach beginnendem Schlüpfakt sperren gesehen und löst bei dem es putzenden Elterntier den Füttertrieb aus. Dieses gibt ihm aus der Putztätigkeit heraus den leeren Schnabel, geht unmittelbar danach ab und kehrt mit Futter zurück. Das Junge sperrt auf die Erschütterung und wird sogleich gefüttert. Es wird gereinigt und bekommt wieder den leeren Schnabel (ev. Speichel), wie es sperrt. Das Weibchen geht ab. Kurz darauf kommt das Männchen an und füttert das Junge mit winzigem Insekt, nachdem es durch Laute (siehe S. 94) das Sperren bewirkte. Dieses Männchen hat das Junge zuvor nicht sperren sehen. Möglicherweise ist sein Füttertrieb angesichts des Futtertragenden Weibchens ausgelöst worden.

Im Falle B (Nest D), wo das Weibchen in den letzten Tagen infolge Verlust des Männchens das Brutgeschäft alleine versehen musste und das erste Junge erst nach 14 Bruttagen schlüpft, holt das Weibchen bereits Futter herbei und versucht durch Laute Sperren auszulösen zu einem Zeitpunkt, zu dem das Ei erst einen Schlitz aufweist und der Sperrachen des Jungen noch nicht gesehen werden kann. Dies wiederholt sich nach wenigen Minuten, ohne

dass das Schlüpfende, welches noch zusehr in der Schale steckt, gefüttert werden kann. Hier scheint es, als ob der Füttertrieb, ohne der Sperrbewegung und Sperrachens als Auslöser zu bedürfen, zum Zeitpunkt des Schlüpfens wach würde. Eventuell ist aber auch infolge verspäteten Schlüpfens der Füttertrieb im Altvogel angestaut worden. Dadurch wird die Schwelle für die Einwirkung reaktionsauslösender Reize erniedrigt und bereits der Anblick des hervorkommenden Jungen genügt, um den Füttertrieb des Altvogels zum Durchbruch zu bringen.

Auch wie das Junge, von beiden Schalenhälften befreit, durch Laute zum Sperren gereizt wird, sperrt es nicht, und der Altvogel schluckt das Futter selbst. Erste Sperreaktionen können erst gesehen werden, wie das Junge von der Schale entledigt, vom Elter intensiv geputzt wird. Der Altvogel beachtet sie meist nicht, füttert einmal aus der Putztätigkeit heraus mit dem leeren Schnabel, geht ab und kehrt mit Futter zurück. Er gibt Futterlaute, worauf das Junge sperrt und gefüttert werden kann. Erneut holt das Weibchen Futter und das Junge sperrt bereits auf die Erschütterung seiner Ankunft. Es füttert nicht sofort, sondern stösst erst Laute aus und beguckt sich das immer wieder hochsperrende Junge ausführlich; holt gleich wieder Futter und stopft es ohne Zögern in den weitgeöffneten Rachen.

Während im ersten Fall das Aktions-Reaktionsspiel Sperren-Füttern sofort gelingt, stimmen im zweiten Fall die Bewegungsweisen von Jung- und Altvogel nicht von Beginn an überein. Zuerst spricht das Junge nicht auf die Sperreize des Altvogels an. Dann beachtet dieser im Funktionskreis des Putzens das Sperren des Jungen nicht. Bei einer folgenden Fütterung zögert der Altvogel mit füttern und reizt weiterhin zum Sperren, obwohl das Junge schon sperrt.

Ob im Falle B das noch in beiden Schalenhälften steckende Junge auf die Laute des Altvogels hin sperrt, kann nicht festgestellt werden. Sicher ist nur, dass dieser die Sperrbewegung nicht sehen kann. Experimentell lässt sich nämlich konstatieren, dass bereits das schlüpfende Tier auf Sperreize reagiert. Bei Jungen, deren Pickloch erst eine Grösse von ca. 2 mm aufweist, kann durch Pfeifen deutlich Schnabelaufsperren bewirkt werden, soweit es ihre Lage in der Eischale gestattet. (Messmer, 1956, sah Junge, die noch an der spitzpoligen Schalenhälfte hingen, erstmals sperren. Prechtl, 1953, beobachtet spontanes Sperren während des Schlüpf-

aktes bei Haussperling, Hausrotschwanz, Fliegenschnäpper, Rauchschwalbe.)

b) *Sperrauslösende Reize.*

Im Freiland konnte festgestellt werden, durch welche Art von Reizen die Altvögel das Sperren der Jungen hervorrufen. Während der Ontogenese lassen sich Aenderungen in der Bedeutung und Wirksamkeit einzelner Schlüsselreize beobachten. Reifungsvorgänge bewirken das Wirksamwerden einzelner Reizarten und die zunehmende Selektivität innerhalb einer Reizart. Bei künstlich aufgezogenen Jungen wie an Freilandnestern wurde die Wirksamkeit der verschiedenen Reizmöglichkeiten nachgeprüft. Diese lassen sich in akustische, mechanische, optische und taktile einteilen.

Akustische Reize:

Freilandbeobachtungen:

Die Altvögel besitzen keinen speziellen Fütterlaut. Zur Sperraufforderung werden Töne ausgestossen, die auch in andern Stimmungen und Kontaktsituationen zwischen Artgenossen gehört werden können. Beide Partner reizen häufig durch einen sanften „tschrr"-Laut, Männchen oftmals durch einzelne Gesangslaute. Seltener wird „tschö", ein dem Ortungslaut (siehe S. 151) des Jungvogels ähnlicher Ton gehört. Sperren die Nestlinge daraufhin nicht, so können die Altvögel die Aufforderung steigern. Dies geschieht einerseits durch Summierung einzelner Laute. Andererseits können nach erfolglosen Reizen lautere und stärkere Erregung kennzeichnende Töne ausgestossen werden, so der Erregungslaut „trr" oder der Alarmlaut „skrrt". Männchen, die erst einen leisen „tschrr"-Laut von sich geben, lassen diesem, wenn er wirkungslos bleibt, oft mehrere Gesangslaute folgen.

Anhand von Beobachtungen bei fünf Nestern sind die Lautäusserungen der Altvögel in den ersten Tagen der wirksamste Auslöser. Wenn der Elter durch die bei seiner Ankunft entstehende Erschütterung des Nestes kein Sperren bewirken kann, so stösst er Laute aus und hat damit Erfolg. Nach zahlenmässigen Befunden an drei Nestern wird diese Reizart in den ersten zwei bis drei Postembryonaltagen mehrheitlich angewandt. Beim heranwachsenden Nestling genügt meist schon die Erschütterung. Ob diese Tatsache nur auf den grösseren Appetit oder auch auf eine davon unab-

hängige zunehmende zentralnervöse Reizempfindlichkeit zurückzuführen ist, lässt sich nicht ohne weiteres entscheiden. In der zweiten Hälfte der Nestlingsperiode wird selten, in den letzten beiden Nesttagen gar nicht mehr durch Laute gereizt. Dass die Reizart aber dennoch wirksam bleibt, zeigten neun- und zehntägige Junge, die auf in Nestnähe geäusserte Laute sperren, ebenso ausgeflogene (Nest K), die auf „tschrr"-Laute reagieren, die der futterbringende Elter ausstösst, wenn er das Junge schlafend antrifft.

Experimente an Nestern im Freiland und an künstlich aufgezogenen Jungen:

Im Experiment wurden die Lautreize durch hohes Pfeifen nachgeahmt. In Freilandversuchen wurde festgestellt, dass dieser Reiz entgegen den Lautäusserungen des Elters nicht während der ganzen Nestzeit, sondern nur bis zum 5. Tag wirksam ist.

| Alter | Anzahl der Versuche | Positive Reaktion | Negative Reaktion |
|---|---|---|---|
| 1. Tag | 5 | 5 | 0 |
| 2. ,, | 8 | 8 | 0 |
| 3. ,, | 6 | 6 | 0 |
| 4. ,, | 3 | 3 | 0 |
| 5. ,, | 6 | 5 | 1 |
| 6. ,, | 5 | 1 | 4 |
| 7. ,, | 6 | 0 | 6 |
| 8. ,, | 1 | 0 | 1 |
| 9. ,, | 4 | 0 | 4 |

Abgesehen davon, dass die Versuche negativ verlaufen können, da die Jungen satt sind, scheint sich zwischen dem 5. und 6. Tag die Selektivität auf bestimmte Laute der Altvögel zu entwickeln. Ausser durch Aenderungen im Zentralnervensystem wird dieser Wachstumsprozess eventuell auch durch die definitive Oeffnung des typischen äussern Gehörgangs mitbeeinflusst (Portmann 1938). Während in den ersten Tagen auf alle Lautarten der Alten gesperrt wird, wirken Alarmlaute späterhin auf das Sperren hemmend und können vom frühestens 7. Tag an leichtes Drücken bewirken. (Dass Nestlinge bis zum 9. Tag zwar nicht mehr auf Pfeifen, aber noch teilweise auf Antippen sperren trotz des elterlichen Warnens, kann darauf zurückgeführt werden, dass in solchen Fällen der Hunger grösser ist als die Reaktionsbereitschaft, sich zu drücken. Meist

drücken sich diese Jungen im ersten Moment und sperren bei wiederholtem Reiz. Bei grossem Hunger wird die Reizschwelle des Drückens erhöht (vgl. dazu Löhrl 1950).

Bei künstlich Aufgezogenen wurde durch Versuche festgestellt, dass Pfeifen bis zum 3. oder 4. Tag die wirksamste Reizart ist. Wenn durch Erschütterung (Tippen an Nest oder Klopfen auf Nestunterlage) keine Reaktion mehr hervorgerufen werden kann, ist dies durch hohe kurze Pfeiftöne noch möglich und bei grossem Appetit wird, wenn beide Reizarten wirken, auf letztere rascher und ausdauernder reagiert und höher hinaufgesperrt (siehe dazu S. 98/99). Am 4./5. Tag sind beide Reizarten gleichermassen wirksam. In den folgenden Tagen ist Erschütterung der wirksamere Reiz. Dass auf Pfeifen hin dennoch teilweise in geringem Ausmass angesprochen wird, lässt sich in folgender Weise interpretieren: Bei künstlich aufgezogenen Jungen, die nur jede halbe Stunde gefüttert werden, ist der Appetit grösser als bei Freilebenden, entsprechend die Reaktion unspezifischer und Pfeifen daher noch wirksam. Ausserdem fehlt der reaktionshemmende Warnlaut des Elters. Eine Dressur auf den Pfeiflaut ist unwahrscheinlich, denn es sind vorwiegend die schwach entwickelten Nestlinge, die länger auf Pfeifen ansprechen.

Diese Versuche zeigen erstens, dass es sich bei der zunehmenden Selektivität auf die Lautäusserungen der Altvögel nicht um einen Lernprozess handeln kann, da bei Aufzuchtvögeln Pfeifen ebenfalls an Wirkung verliert, sondern um einen Reifungsprozess, der sich über mehrere Tage, vom 4. bis ca. 6. Tag erstreckt. (Nach Lorenz 1935 ist die spezifische Reaktionsfähigkeit auf den Alarmlaut der Altvögel bei allen Vögeln angeboren.)

Mechanische Reize:

Im Freiland werden Erschütterungsreize verursacht, wenn der Altvogel auf den Nestrand oder nestbegrenzenden Halm auftritt, ferner durch seinen Abgang vom Nest, eventuell durch Bewegungen des Geschwisters, oder wenn sich das Weibchen aus der Huderstellung hochhebt. (Dies kann ev. auch als Kälte-, Helldunkel- oder Berührungsreiz wirken.) In der künstlichen Aufzucht wurde diese Reizart durch Tippen am Nestrand, Klopfen am Nesttopf oder auf die Tischplatte, was noch wirksamer ist, ersetzt. Erschütterungsreize sind während der ganzen Nestzeit und auch bei flüggen Vögeln

noch wirksam. Die Wirksamkeit nimmt während der Nestzeit zu, während beim ausgeflogenen Vogel optische Reize wirksamer sind. Vermutlich wird durch ständige visuelle Einflüsse die Wirkung mechanischer Reize eingedämmt, ohne dass es sich dabei um einen eigentlichen Abbau des AAM handeln würde. PRECHTL (1953) verklebte Grünfinken und Hänflingen, die überhaupt nicht mehr auf Erschütterung sperrten, die Augen und bewirkte damit, dass die Vögel wieder auf mechanische Reize ansprachen. Beim Teichrohrsänger ist diese Blockierung viel geringer.

Taktile Reize:

Im Freiland konnte nie beobachtet werden, dass der Elternvogel die Jungen anstupft, um sie füttern zu können, aber durch Putzen derselben löst er oft Sperren aus. Dies veranlasst ihn jedoch nicht immer dazu, sogleich Futter herbeizuschaffen. In der Aufzucht kann taktiler Reiz als schwacher Auslöser bestimmt bis zum Beginn optischer Reizbarkeit wirken und zwar gleichermassen wie Knacken an Schilfhalmen. Besser nützt Streichen am Wulst als Berühren von Kopf und Rücken. Blasen als leichter Berührungs- und ev. Kältereiz wirkt noch stärker, wie mehrere Versuche am 1., 4., 5., 6. und 7. Tag zeigen. Bei gesättigten Nestlingen rufen taktile Reize keine Sperreaktionen hervor, vermögen aber vom ersten Tag an, sie zur Eigenbewegung anzuregen. Lage und Haltung im Nest werden verändert. Vom 4. Tag an werden von Aufzuchtvögeln Laute ausgestossen, bei unsanfter Berührung Schmerz- bzw. Schrecklaute (siehe S. 157). Vom Ende des 6. Tages an können die Hautreize mit selbständigen Putzbewegungen an den betreffenden Stellen beantwortet werden. Bei starken Blasreizen drücken sich die Jungen vom 7. Tag an.

Optische Reize:

Im Freiland wird die optische Wirkung des Altvogels auf den Jungvogel frühestens am 8. Tag dem Beobachter deutlich, wenn Nestlinge nach erfolgter Fütterung auf den noch am Nest ruhig verweilenden, eventuell auf Kot wartenden Elter, der den Kopf bewegt, weiterhin mit Sperren reagieren. Am 8. Tag reichen die Köpfe der Jungen erst bis auf Nestrandhöhe. Somit kann der Elternvogel nur am Nest stehend als visueller Reiz wirken. Die Jungen sperren noch senkrecht nach oben. Auffällig ist am 7. Tag

an ein eckiges Umherwenden des Kopfes gleichzeitig mit einem ruckweisen Auf- und Abschnellen des Halses. Diese Bewegung lässt sich neben deutlicher Richtungsfähigkeit bis zum 10. Tag beobachten. Am 9. Tag sind die Nestlinge soweit gewachsen und können sich bereits von der Unterlage hochheben, dass sie über den Nestrand hinausblicken und dem ankommenden Altvogel entgegen oder in seine Abgangsrichtung nachsperren können. Auch in Nestnähe geäusserte Laute wirken als richtungsgebende Reize.

Experimente im Freiland lassen sich auf optischem Gebiet nicht durchführen, da die Reaktionen des Drückens das Sperren blokkieren.

In der Aufzucht können erste Anzeichen optischer Reizwirkung frühestens am 7., oft erst am 8. Tag gesehen werden, wenn die Augen bis zu 1,5-2 mm geöffnet werden können.

Das Oeffnen der Augen ist ein gradueller Vorgang, der sich vom 2. bis zum 13./14. Tag erstreckt. Am ersten Tag lassen sich die Lider leicht auseinanderschieben, doch öffnen sie sich nicht von selbst. Am 2. Tag kann erstmals die Cornea während des Sperrens gesehen werden. In den ersten Tagen öffnen sich die Augen mit dem Sperren koordiniert, aber weniger lang, als die Sperrbewegung dauert, bei schwacher Reaktion gar nicht. Ausserhalb der Fütterung bleiben die Augen geschlossen und öffnen sich nur auf äussern Anreiz hin. Auf taktile Reize, wie Putzen, Wegheben von der gewohnten Nestunterlage werden die Augen geöffnet. Bei selbständiger Putzbewegung, wie sie vom 6./7. Tag an auftritt, werden die Augen stets geschlossen. Vom 7. Tag an bewirken Geräusche wie Knacken und Rascheln mit Schilfhalmen, Schlagen an ein Gefäss, Pfeifen Augenöffnen, ohne dass damit eine Sperrbewegung verbunden ist. Schon am 5. Tag werden die Augen nicht mehr immer nur mit dem Sperren koordiniert geöffnet, sondern können auch nach erfolgter Fütterung noch kurz offen gehalten werden, vom 7. Tag an in zunehmendem Mass vor der Fütterung in hungrigem Zustand. Der Hunger verdrängt das Schlafbedürfnis (vgl. Prechtl 1953). Dies ist der Zeitpunkt, zu dem optische Sperrauslöser zu wirken beginnen können.

Erstmalige Wirkung optischer Reize wurde bei Gruppe 2 *a* am 7. Tag, bei Rosa 3 am 7., Grün und Weiss 3 am 8. Tag, bei Gr. 5 mit 7 Tagen, Gr. 1 und sechs weiteren Nestlingen am 8. Tag beobachtet.

Anfänglich sperren die Nestlinge nur bei sehr grossem Appetit auf visuelle Reize. Oft müssen sie durch Erschütterung erst geweckt werden. Bei kleinem Appetit können die Nestlinge die Augen offen halten, ohne auf optische Reize zu antworten. Die Empfindlichkeit auf diese Reizart steigt täglich an und ist am 10. und 11. Tag so gross, dass nach mehrmaliger Fütterung auf visuelle Reize die Er-

schütterung nicht mehr wirksam ist. Wie bei akustischen und mechanischen Auslösern kann auch hier eine Summe von unterschwelligen Reizen Erfolg haben. Durch längeres Einwirken von Bewegungsreizen kann Sperren bewirkt werden.

Die Reaktion auf optische Reize ist bei Aufzuchtsvögeln am Anfang sehr unspezifisch. Das wichtigste Merkmal ist die Bewegung. Erst nach dem Ausfliegen machen sich hier allmählich Lernvorgänge bemerkbar, indem die Futterpinzette vor andern bewegten Gegenständen bevorzugt, d. h. stärker angebettelt wird. Dass Selektivität auf visuellem Gebiet aber schon am Ende der Nestlingsperiode einsetzt, zeigen Jungvögel, die erst am 9. und 10. Tag eingeholt worden sind und auf die Pflegerin erst mit Drücken reagieren und nur auf Erschütterung mit Sperren. Doch gewöhnen sie sich durch regelmässige Fütterung bald an ihren Anblick.

Beispiele, gekürzte Protokolle: Zwei Junge, Hellrot und Lila 5, Ende 8. und Anfang 9. Tag um 14.30 eingeholt. 15.10: Sperren trotz geöffneter Augen nicht visuell, ebenso um 16.00, aber sofort intensiv auf Erschütterungsreize, was zeigt, dass sie bei gutem Appetit sind. Am nächsten Morgen um 9.50 notiert: Sperren gut und gerichtet auf optische Reize. Esti genau 9 Tage alt um 15.00 eingeholt sperrt nicht visuell, aber auf Tippen an Nestrand mehrmals. 18.00 Sperrt auf Klopfen senkrecht nach oben. Bei Wenden der Notizblockseite, was bei gleichaltrigen Jungen Sperren hervorruft, drückt es sich. 21.15 Sperrt nicht visuell. Anderntags 9.15 sperrt es visuell und gerichtet.

Silber und Ocker 2, um 15.00 eingeholt, mit andern Jungen vom 11. Tag, die gut auf visuelle Reize reagieren, im Nest. Der eine drückt sich auf nahenden Finger, sperrt dann kurz und zeigt keine weitere Reaktion. Drückt sich auf Umwenden der Blockseite. 16.57 Ocker fliegt aus, vermutlich vor Schreck. Keines von beiden achtet auf die Bewegungen der Pinzette. Es scheint, als ob sie diese gar nicht sehen würden. 17.30 Silber im Nest sperrt kurz und ruckweise, doch reicht es nicht zu einer Fütterung. 20.00 Ocker zurück im Nest sperrt ganz kurz, lässt sich aber nicht füttern. Fliegt sogleich wieder aus und versucht, durch das Deckgitter des Käfigs zu fliehen. Vom andern Morgen an zeigt Silber normale visuelle Sperreaktion. Ocker ausgeflogen, verhält sich den ganzen Tag indifferent gegen die Pincette. Gibt dauernd Ortungslaute, was zeigt, dass es hungrig ist. Wendet den Kopf an der hin- und herbewegten Futterpinzette vorbei. Vom Morgen des 12. Tages an lässt auch Ocker sich regelmässig füttern.

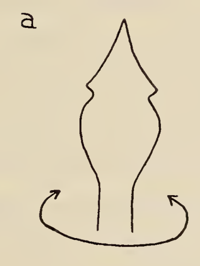
Mit dem Einsetzen optischer Reaktionsfähigkeit beginnt das Sperren gerichtet zu werden. Während bis zum 6. Tag die Köpfe ruhig gehalten werden, beginnen nun die Jungen, wie im Freiland

auch beobachtet wird, die Köpfe in ruckend zittrigen Bewegungen umherzuwenden und erschweren damit der Pflegerin, den Rachen mit der futterbeladenen Pinzette zu treffen. Die Altvögel zeigen hier raschere Reaktionen. Bereits HEINROTH (1924-26) beschreibt diese Bewegungsweise bei der Grasmücke und beim Sumpfrohrsänger. Ihre Bedeutung ist ihm unklar. Nach meiner Ansicht handelt es sich um eine Vorstufe im Reifungsprozess des Rich-





ABB. 4.
*a*) Gerichtete Sperreaktion in der Horizontalrichtung am 9. Tag (rot 5).
*b*) in der Vertikalrichtung.



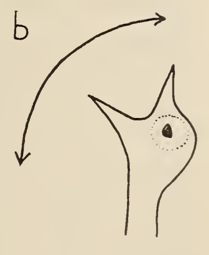




ABB. 5.
*a*) Schema für gerichtete Sperreaktion in der Horizontalrichtung.
*b*) in der Vertikalrichtung.

tungssperrens, dem „Richtungssuchen". Experimentell lässt sich am 8. Tag bereits etwas Richtungsfähigkeit in der Horizontalebene feststellen, d. h. um die Drehachse des Halses (siehe Abb. 4 *a* und Abb. 5 *a*). Es tritt aber rasch Ermüdung ein bei längerer Reizung und der Vogel verfällt wieder in das „suchende Umherirren". Richtungsfähigkeit in der Vertikalrichtung beginnt sich, wie Versuche zeigen, erst vom 9. Tag an auszubilden (siehe Abb. 4 *b* und Abb. 5 *b*).

Damit wird die bis dato geotaktische gesteuerte Sperreaktion zur auf die Futterquelle gerichteten Orientierungshandlung. Es fällt dem Nestling schwer, die nur wenige Centimeter vor seinem Schnabel auf- und abbewegte Pincette in vertikaler Richtung zu verfolgen. Naht diese aber von weiter her, so kann bis waagrecht gesperrt werden. Körperliches Wachstum und Reifung von Verhaltensweisen gehen zusammen, wie der Vergleich mit Freilandbeobachtungen zeigt, wo die Jungen erst vom 9. Tag an über den Nestrand hinausblicken können und sich damit ihre Umweltbeziehung von der zwei- zur dreidimensionalen erweitert. Vom 10. Tag an werden auch Geschwister häufig angesperrt, dies besonders dann, wenn der die Sperrbewegung auslösende Reiz verschwindet oder sich in einer grössern Entfernung befindet als das Nachbarjunge. Gegenseitige Beeinflussung zum Sperren wird besonders nach Eintreten visueller Reaktion auffällig.

Abschliessend wollen wir nochmals die Wirkweise der Auslöserreize zusammenfassend überblicken:

Als akustische Sperreize sind im Freiland die Laute der Altvögel am Nest in den ersten Tagen der wichtigste und wirksamste Auslöser. Knacken an den Schilfhalmen, was durch die Ankunft des Altvogels verursacht wird, wirkt als schwächerer Reiz. Die Laute des Elters sind während der ganzen Nestzeit und darüber hinaus wirksam. In den ersten Tagen ist die Reaktion auf Laute unspezifisch; auf alle artspezifischen wie artfremden Laute wird gleichermassen mit Sperren reagiert. Um den 5. Tag entwickelt sich die selektive Empfindlichkeit auf bestimmte arteigene Lautäusserungen. Mechanische Reize, d. h. Erschütterungen am Nest durch das Auftreten auf den Nestrand, wirken in den ersten Tagen schwächer als Laute. Ihre Wirksamkeit steigt jedoch in den folgenden Tagen proportional zum zunehmenden Appetit und in der zweiten Hälfte der Nestzeit treten sie anstatt der akustischen Sperrauslöser an erste Stelle. Visuelle Reize beginnen frühestens am 7. Tag wirksam zu werden. Der optische Auslöser ist anfangs sehr merkmalsarm. In den folgenden Tagen werden eventuell durch Reifungsvorgänge, bestimmt aber durch Lernprozesse die optischen Reaktionen zunehmend spezifischer. Erst nach dem Ausfliegen treten die visuellen Reize in ihrer Bedeutung an erste Stelle. Danaben bleibt aber die Wirksamkeit mechanischer Reize, wie das Experiment zeigt, bestehen. Taktile Reize

werden vom Altvogel nicht angewandt, um das Sperren des Jungen hervorzurufen, doch werden sie von kleinern Nestlingen häufig mit Sperren beantwortet. Ihre Wirksamkeit ist aber bedeutend geringer als die von Laut- und Erschütterungsreizen.

c) *Spontanes Sperren.*

Wie von Untersuchungen bei anderen Singvogelarten (Holzapfel 1939, Star; Prechtl 1953, Fliegenschnäpper, Buch- und Grünfink; Tinbergen und Kuenen 1939, Drosseln) bekannt ist, tritt in den ersten Nesttagen die Sperrbewegung oft spontan auf, jedoch mit zunehmender afferenter Kontrolle seltener. Sicher trifft dies auch für den Teichrohrsänger zu. Doch können wir über Häufigkeit, Abnahme und Dauer spontaner Reaktionen ausserhalb der Fütterungen nichts genaues aussagen, da unter gegebenen Versuchsbedingungen die Wirkung schwacher Aussenreize nicht ausgeschaltet werden konnte.

Sehr häufig sperren hungrige Nestlinge vom ersten Tag an nach erfolgter Fütterung ohne Einwirkung neuer Reize gleich weiter. Hier fragt es sich, ob diese Reaktion als spontan angesehen werden kann oder als Antwort auf das Nachwirken des ersten Reizes, oder ob das Schlucken von Nahrung selbst zum Sperrauslöser wird.

d) *Die Sperrbewegung.*

Die Sperreaktion ist ein Bewegungskomplex, der aus mehreren Komponenten zusammengesetzt ist, die zu verschiedenen Altersstufen heranwachsen. Sie unterliegt nicht dem Alles- oder Nichtsgesetz, sondern ist eine Reaktion von unterschiedlicher Dauer und Intensität, die sowohl von der Stärke der auslösenden Aussenreize, als vom Hungergrad und von der Empfindlichkeit des AAM auf die einzelnen Schlüsselreize abhängt. Je nach Reaktionsgrösse treten die Teilhandlungen mehr oder minder ausgeprägt auf oder fallen ganz weg. Zur Vereinfachung wird bei der Beschreibung in drei Intensitätsstufen von abnehmender Aktivität eingeteilt. In Wirklichkeit sind aber alle Uebergänge möglich.

*1. bis 4. Tag:*

Die Sperrbewegung ist aus folgenden Komponenten zusammengesetzt: Heben des Kopfes, Aufrichten des Körpers, Oeffnen des Schnabels.

Höchste Intensitätsstufe: Senkrechtes Aufrichten des Körpers, sodass nur noch der Unterbauch den Nestgrund berührt; Aufstützen auf Tarsalgelenke; die Läufe ragen schräg nach oben und bilden mit dem Unterschenkel einen spitzen Winkel; die Zehen berühren den Nestgrund nicht. Der Hals kann zu diesem Zeitpunkt noch nicht gestreckt werden; er wird leicht nach hinten umgebogen. Der weit geöffnete Schnabel wird ruhig gehalten, zittert selten schwach. Die Flügel werden seitlich ausgebreitet, hängen gelassen oder nach vorn abgestützt. Das Handgelenk ist am Anfang beinah gestreckt. Am 3. und 4. Tag werden die Flügel bereits weniger ausgebreitet. Geschwister lehnen aneinander. Einzeljunge können diese Haltung nur sehr kurz einnehmen. Sie kippen, wenn nicht sogleich gefüttert, auf die Seite oder den Rücken um und sperren in dieser Lage weiter. Bei grossem Appetit kann mit senkrecht belassendem Schnabel rasch geschluckt und sogleich weiter gesperrt werden. Andernfalls geht der Kopf, vor-rückschwankend, langsam in die Ruhelage zurück. Erfolgt keine Fütterung, so wird der Schnabel in senkrechter Haltung erst geschlossen und alsdann der Kopf allmählich in Ruhelage zurückgebracht (siehe Abb. 6 *a*).

Zweite Intensitätsstufe: Der Körper wird nur schräg von der Unterlage abgehoben, der Kopf schräg oder senkrecht gehoben, die Flügel auf dem Nestgrund oder am Geschwister abgestützt (siehe Abb. 6 *b*, *c*, *d*).

Dritte Intensitätsstufe: Der Körper wird überhaupt nicht aufgerichtet. Die ganze Bauchseite liegt am Nestgrund an. Nur der Kopf kann leicht abgehoben werden. Junge, die auf Unterbauch und Stirne ruhen, verharren, nach unten sperrend, in dieser Lage. Sehr lebensschwache Exemplare, die nicht mehr zum Sperren zu reizen sind, bringen ihre Bemühungen dazu durch Strecken und Anziehen der Flügel und kreisende Fussbewegungen zum Ausdruck (Abb. 6 *c*).

*5. bis ca. 7. Tag:*

Als neue Bewegungskomponente kommt am 5. Tag das Halsrecken hinzu (siehe Abb. 6 *e*). Auch treten zu diesem Zeitpunkt erstmals Sperrlaute auf. Der Kopf wird ruhig gehalten oder wackelt leicht umher. Zum Schlucken wird der Hals eingezogen. Auf schwache Reize hin schnellt der Kopf ruckweise federartig empor.

Die Flügel werden auf dem Handgelenk gegen die Nestwand oder das Geschwister abgestemmt. Die höchste Intensitätsstufe mit freiem Körper wird selten eingenommen. Die Körper ruhen schräg bis senkrecht an der Nestwand oder am Geschwister. Stark unterentwickelte Nestlinge vermögen noch, den Hals extrem zu strecken, aber ohne die Möglichkeit, den Schnabel zu öffnen. In der zweiten Intensitätsstufe wird der Hals nicht gestreckt, in der dritten der Kopf nicht von der Unterlage abgehoben.

*7. bis 11. Tag:*

Am 7. Tag kommt als neue Bewegungskomponente das Kopfwenden hinzu, womit dem Nestling die Möglichkeit gegeben wird, die Sperreaktion in der Horizontalebene zu richten. Dass diese Reaktion einem schrittweisen Reifungsprozess unterliegt, wurde bereits auf Seite 97 beschrieben. Vom 9. Tag kann zudem der Hals schräg gestreckt und der Schnabel in Richtung des ankommenden Futters geöffnet werden. Vom 10. Tag an kann der Nestling in höchster Sperrintensität den ganzen Körper von der Unterlage abheben und aufrichten. Er steht nur noch auf den Läufen oder Zehen. Als weitere neue Teilhandlung der Sperreaktion tritt die Flügelbewegung auf. Bettelbewegungen konnten bei einer Brut bereits am 8. Tag erstmals beobachtet werden in Form eines kurzen raschen Flügelflatterns im Moment, wo das Futter in den Schnabel eingeführt wurde. Bei andern Bruten wurden erste Anzeichen der Flügelbettelgebärde erst am 10. Tag gesichtet. Die Bewegung ist am Anfang oft noch mangelhaft koordiniert: es kann bei Beginn der Sperreaktion übermässig heftig geflattert werden; die Bewegung kann asynchron sein; statt der Flatterbewegung oder abwechselnd damit können die Flügel ausgebreitet oder hochgezogen werden, Entspannungsbewegungen, die später nicht mehr in so unmittelbarem Zusammenhang mit der Sperreaktion auftreten. Am letzten Nesttag kann sich ein Junges flügelflatternd in der Sperrerregung auf den Nestrand hochschwingen. Die Bettelbewegung führt es dem Futterbringenden erstmals richtig entgegen (siehe S. 118). Bei manchen Fütterungen werden bis zum Ausfliegen die Flügel gar nicht bewegt, andererseits können am 11. Tag im Nest die für den ausgeflogenen Vogel typischen Bettelbewegungen normal durchgeführt werden (siehe Abb. 6 *f*).




Abb. 6.

*a*) Höchste Intensitätsstufe der Sperrbewegung am 1. Tag im tiefen Naturnest; *b*) Zweite Intensitätsstufe am 1. Tag; *c*) Annähernd dritte Intensitätsstufe Ende 1. Tag im flachen Kunstnest; *d*) Zweite Intensitätsstufe mit gerecktem Hals am 6. Tag; *f*) Flügelbetteln am 10. Tag.

## 3. *Anteilnahme von Männchen und Weibchen an der Fütterung und Futterübertragung.*

Beide Geschlechtspartner nehmen an den Fütterungen der Nestlinge teil, das Weibchen jedoch in überwiegendem Masse. Während nach den statistischen Werten von Brown und Davies das Männchen eine höchste Fütterungsfrequenz am 7. und 8. Tag zeigt, erreicht die des Weibchens ihr Maximum am Ende der Nestlingsperiode (Abb. 7).

Das Weibchen übernimmt die Fütterung der noch im Nest zurückbleibenden Jungen, das Männchen die der bereits ausge-

flogenen. Die gesamte Fütterungsintensität steigt zusammen mit dem Gewicht und erreicht zwischen 8. und 10. Postembryonaltag Höchstwerte (Abb. 3, Fig. 1).

Die Altvögel füttern beide separat oder das Männchen übergibt dem hudernden Weibchen am Nest das Futter (Abb. 8 *b*, *c*). (Das Weibchen übernimmt den grössern Anteil der Hudertätigkeit.) Futterübergabe am Nest mit Jungen ist bei folgenden Arten bekannt: Drosselrohrsänger (Kluyver 1955), Fitis (Brock 1910, zit. in Treuenfels 1940), *Oporornis philadelphia* (Cox 1960), Pirol (Bösiger 1955), Grauschnäpper (Curio 1959). In der Verhaltensverschränkung Betteln-Füttern tritt hier sekundär wieder die Elter-Kind-Beziehung zwischen den Geschlechtspartnern auf. Das Weibchen übernimmt normalerweise die Kindrolle, aber unter Umständen kann diese, wie wir nachfolgend sehen werden, auch dem Männchen zugeteilt werden. Die hier wieder auftretende

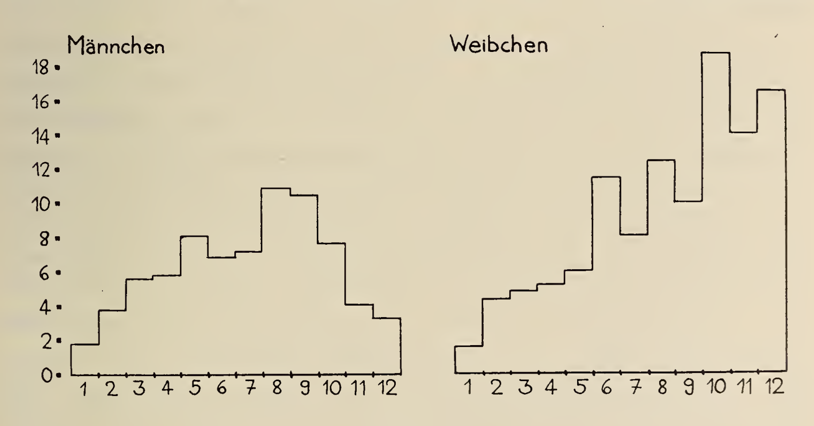



Abb. 7.
Fütterungsaktivität von Männchen und Weibchen während der Nestperiode (nach Brown und Davies).

juvenile Verhaltensweise trägt allerdings nicht nur den Charakter der Alt-Jungvogel-Beziehung, sondern auch der geschwisterlichen (siehe S. 137/138), dann nämlich, wenn keine Fütterung erfolgt, sondern der bettelnde Partner dem andern Futter wegpickt. Die eine Beziehung kann fliessend in die andere übergehen.

Der Vorgang der Futterübergabe wurde vor allem an zwei Nestern (Nest B, K) genauer beobachtet. Sie spielt sich folgendermassen ab: Das Männchen kommt lautlos, unter kurzer Gesangs-

strophe oder „tschrr“-Lauten (siehe S. 155) zum Nest. Schon während es naht oder erst, wenn es am Nesthalm angelangt ist, richtet das Weibchen den Schnabel aufwärts in seine Richtung und öffnet diesen ca. 30° weit, wobei die kräftige orange-rote Rachenfärbung sichtbar wird.

Die gelb-orange Rachenfärbung des Nestlings bleibt im Freiland bei flüggen Jungvögeln über die Zeit ihrer Auslöserfunktion für den Altvogel hinaus bestehen. Noch auf dem herbstlichen Durchzug kontrollierte Exemplare zeigen starke Färbung. Bei in Gefangenschaft aufgezogenen Vögeln hält sie sich infolge andersartiger Ernährung nicht und verblasst nach der Nestzeit allmählich zu fahl fleischfarben. Ob im Winter bei Jungvögeln im Freiland die Färbung ebenfalls zurückgeht, ist nicht bekannt. Doch erscheint sie bei Adultvögeln, offenbar von der Brutperiode unabhängig, da noch nach beginnender Zugszeit im Herbst unverändert, intensiviert orange-rot (rouge 181 nach Séguy). Auch die Schnabelwinkel sind bei Jungvögeln gelblich, bei Adultvögeln blass orange gefärbt.

Gleichzeitig flattert das Weibchen feinschlägig mit aufgespannten Flügeln, oft asynchron, oder klappt bei geringer Bettelintensität diese vibrierend auf den Rücken an. Diese Bewegung entspricht der eines ältern bettelnden Jungvogels (siehe S. 133). Bei Regen, wenn die Rückendeckfedern über den Flügeln liegen, fällt diese Gebärde weg. Der Hals wird, im Gegensatz zum bettelnden Jungen, nicht gestreckt, sondern der Kopf in den Nacken eingezogen. Bettellaute werden keine ausgestossen. Das Weibchen verharrt in Huderstellung. Es umgreift den Schnabel des Männchens bis zur Schnabelwurzel (siehe Abb. 8 *c*). Das Männchen reckt den Hals vor und zeigt die Füttergebärde wie zur Fütterung der Nestlinge. Das Weibchen bleibt entweder hudernd sitzen und frisst das erhaltene Futter selbst oder hebt sich, was häufiger der Fall ist, hoch und versucht, es an die Brut abzugeben. (Das vom Männchen bezogene Futter trägt nur zu einem kleinen Teil an der Ernährung des Weibchens bei.) Es kommt vor, dass sich das Weibchen zur Fütterung der Jungen erhebt, ohne dass diese gelingt. Dann schluckt es das Futter ebenfalls selbst oder es kommt, wie bei Nest B beobachtet wurde, zu folgender Situation: Nach erfolglosen Sperreizen (Laute) orientiert das Weibchen seine Fütterintentionen auf das am Nesthalm wartende Männchen um. Nun bekommt das Männchen die Kindrolle, indem es bettelt und sich füttern lässt. Hat das Weibchen dem Geschlechtspartner sein Futter abgegeben, so bettelt

es wieder und pickt, wenn das Männchen von sich aus das Futter nicht zurückgibt, ihm dieses wieder weg. Dieses Hin- und Her kann sich mehrmals abspielen, bis eine Fütterung der Jungen endlich gelingt. Dabei sind alle Uebergangssituationen zwischen eindeutiger Futterübergabe und Futterwegnahme möglich. Füttert das ankommende Männchen das Weibchen nicht sogleich, so reckt das Weibchen seinen Hals und pickt es ihm ab. Das Männchen gibt alles Futter oder nur einen Teil davon ab. Im letzteren Fall füttert es selbst mit dem Rest die Brut. Ein Männchen, das alles Futter dem Weibchen abgegeben hat, kann es, am Nesthalm wartend, angesichts der sperrenden Jungen dem Weibchen, dessen Fütterintentionen nur auf die Nestlinge gerichtet sind, unter Flügelbetteln wieder wegpicken, um es selbst zu verfüttern. Kommen bei separater Fütterung beide Partner gleichzeitig zum Nest, so kann der, der sein Futter zuerst verfüttert hat oder eventuell gar keines mitgebracht hat, vom andern wegbetteln und ihm wegpicken, wenn dieser es ihm nicht übergibt (siehe Abb. 8 *d*). Wenn die sperrenden Zöglinge für das futterbringende Männchen sichtbar sind, wird er das Futter ihnen geben und nicht dem bettelnden Weibchen. Dies kommt besonders bei schon ältern Nestlingen vor, die auch gehuderterweise unter dem Bauch des Altvogels hervorgucken.

Ob separat oder via Weibchen gefüttert wird, hängt von der Huderintensität ab. Kleine Junge benötigen viel Wärme und Schutz gegen Sonne und Regen, und Futterübertragung findet daher öfters statt.

Der anfangs poikilotherme Nestling ist ganz auf die Erwärmung von aussen angewiesen. Nicht nur vom Federwachstum abhängig, aber gleichzeitig mit diesem entwickelt sich die eigene Wärmeregulation. Entsprechend nimmt die Hudertätigkeit ab und es wird häufig getrennt gefüttert.

Direkte Fütterungen überwiegen aber vom ersten Tag an. Brown und Davies stellten letztmalige Futterübergabe am 7. Tag fest. Nach eigenen Beobachtungen ist noch bis zum Ausfliegen bei extremen Witterungsverhältnissen, starkem Regen oder intensiver Sonnenbestrahlung, Futterübergabe an das die Jungen schützende Weibchen möglich. Die Art der Fütterung ist zudem von der Huderdauer des Weibchens abhängig, die es erreicht hat, wenn das Männchen Futter bringt. Ist es selbst erst kurz zuvor zum Nest gekommen, so bleibt es sitzen. Zusammenfassend kann gesagt

werden, dass das Verhalten des Weibchens massgebend dafür ist, ob Futterübergabe oder direkte Fütterung stattfindet. Gesteuert wird dieses Verhalten von äussern Faktoren: dem Alter der Jungen,




Abb. 8.
*a*) Spiegeleinrichtung zur Beobachtung kleiner Junger in der Nestmulde; *b*) Bettelndes Weibchen; *c*) Futterübergabe an das hugernde Weibchen; *d*) Das Weibchen, welches kein Futter mitgebracht hat, bettelt vom Männchen.

Temperatur und Witterung und dem Verhalten des Männchens; sowie von inneren Faktoren: dem Huderrhythmus und Hungerzustand des Weibchens.

Wie bereits erwähnt, übergibt das Männchen dem Weibchen Futter und nicht umgekehrt. Hudert das Männchen bei Nahen des Weibchens, so geht es jeweils ab. Brown und Davies beobachteten nur in einem einzigen Fall inverses Verhalten. Selbst konnte ich bei einem Nest (Nest K) beobachten, dass das Männchen einmal bei Ankunft des Weibchens mit Futter sich diesem sperrend, aber ohne Bettelgebärde entgegenrichtete, dann dicht an ihm vorbei abging, ohne Futter abzunehmen.

Während der vorkopulatorischen Balz und der Bebrütung der Eier ist beim Teichrohrsänger keine Fütterung des Weibchens bekannt. Wie obige Darstellung zeigt, trägt die Bettelreaktion nicht symbolischen Charakter (Armstrong 1947) im Unterschied zu andern Arten, wo sie hauptsächlich zur Paarungszeit, aber auch noch während der Bebrütung der Eier und ev. am Ende der Nestlingszeit als Vorspiel zu erneuter Paarung auftritt (Lack 1939, Rotkehlchen; Hinde 1952, Kohlmeise; Haartmann 1953, Trauerfliegenschnäpper; Goethe 1937, Silbermöwe), sondern hat eine Futterübertragung zur Folge, die wirklichen Fütterungswert besitzt. Die Beobachtungen von Eliot Howard (1910), dass das Weibchen, welches bereits Futter im Schnabel trägt, vom Männchen bettelt und gefüttert wird, scheint mir eine Ausnahme zu sein. Die Funktion der Futterübergabe liegt darin, den Jungen in den ersten Tagen möglichst konstante Wärmung zu sichern und dem Weibchen, welches durch das Hudern stark in Anspruch genommen wird, die Ernährung zu erleichtern.

Das feinschlägige Flügelvibrieren tritt nicht nur als Bettelbewegung auf, sondern kann auch die Bedeutung einer bittenden Gebärde erhalten. Besonders am 1. und 2. Nesttag (Nest D) wird sie beim Ausstossen des Fütterlauts, um das bei Ankunft nicht schon sperrende Junge füttern zu können, sichtbar. Ebenso kann, wenn eine Fütterung nicht möglich ist, das Weibchen die Bewegung gegen das Männchen richten (Nest B), um ihm das Futter abgeben zu können.

Gleichartige Flügelbewegung wird ferner, wie wir später im Zusammenhang mit dem jugendlichen Fortpflanzungsverhalten noch erläutern werden, in der Balz und als Angriffskomponente gegen Territoriumsrivalen ausgeführt.

## 4. *Lage und Haltung der Nestlinge.*

Während die Lage eines frischgeschlüpften Teichrohrsängers derjenigen im Ei weitgehend gleicht, entwickelt sie sich mit dem Wachstum immer weiter von dieser weg, bis mit dem Ausfliegen die Stellung des Adultvogels annähernd erreicht ist.

Am *1. und 2. Tag* liegen die Jungen am Nestgrund auf Unterbauch, Tarsalgelenken und Stirn (Abb. 9 *a*), seltener seitwärts mit zum Analpol gerichtetem Schnabel oder auf der ganzen Bauchfläche mit seitwärts gehaltenem Kopf. Geschwister liegen nebeneinander, sich an einer Körperseite berührend, seltener aneinander aufgestützt, mit verschränkten Hälsen. Bei grosser Hitze legen sie sich sternförmig auseinander gegen die Nestwand zu und strecken die Hälse lang aus. Die von der Temperatur abhängige Lage im Nest wirkt als Signalreiz für die Huder-



Abb. 9.

*a*) Stirnlage eines Jungen am 2. Tag im flachen Kunstnest. *b*) Junges vom 6. Tag lehnt sich gegen die Nestwand.

intensität des Altvogels. Die Flügel hängen an der Körperseite herab oder werden über den Hals oder Rücken des Geschwisters gelegt. Ober- und Unterarm bilden zusammen einen grossen stumpfen Winkel, Unterarm und Hand sind beinah gestreckt. Die Kopflage wird öfters spontan verändert, die Lage des Körpers durch die Putzbewegungen der Altvögel verursacht. Stirnlage kann bis spätestens am 4. Tag eingenommen werden, aber immer seltener. Meist berührt am *3.* und *4. Tag* nur noch die Schnabelspitze den Nestgrund. Die Geschwister liegen nun oft aneinander aufgestützt und legen den Kopf über den Hals oder den Rücken des Nachbarn. Der Schnabel zeigt in diesem Fall nur leicht abwärts. Vereinzelt stützt ein Junges seinen Schnabel auf dem eigenen Bauch auf. Die Flügel werden deutlich mehr angezogen. Ober- und Unterarm bilden einen rechten bis stumpfen Winkel. Schon am 4., ver-

mehrt am *5.* und *6. Tag* beginnen die Jungen zunehmend statt gegeneinander aufgestützt hintereinander in dieselbe Richtung an der Nestwand oder am Geschwister angelehnt zu ruhen, da der enge Nestraum so am besten ausgenützt wird. Der Schnabel wird waagrecht oder aufwärts gerichtet (Abb. 9 *b*). Schon am 6. Tag werden die ersten Versuche unternommen, in ruckend-zittrigen Bewegungen den Kopf zum Schlafen zurückzulegen. Er kann aber höchstens seitwärts gehalten werden. Die Flügel werden noch mehr angezogen. Ober- und Unterarm bilden einen spitzen Winkel, Unterarm und Hand einen rechten. Vom *7. Tag* an kann der Kopf zum Schlafen vereinzelt schon schräg zurückgerichtet werden und nähert sich so der Schlafstellung des adulten Vogels. Der Kopf kann mitunter schon freigehalten werden. Vom *9. Tag* an wird auch die Brust häufig nicht mehr angelehnt, am *10. Tag* können die Jungen auf dem Unterbauch und den Läufen hocken. Der Kopf kann zum Schlafen bis zum Oberarm zurückgelegt werden, was der Haltung des Adultvogels entspricht. Von nun an lassen sich zwei Ruhesituationen, nämlich Schlafen mit zurückgelegtem und Dösen mit geradegehaltenem Kopf und nicht festgeschlossenen Augen unterscheiden, die beim ausgeflogenen Vogel noch ausgeprägter werden. In der Schlafposition können die Rückenfedern bereits gestellt werden, bedecken den Schnabel aber noch nicht. Mitunter wird eine andere Schlafstellung eingenommen, bei der der Hals leicht zurückgebogen und der Kopf seitlich am Nachbarn angelehnt wird. Die Flügelhaltung lässt sich vom 9. Tag an kaum mehr von der des Adultvogels unterscheiden. Ober- und Unterarm liegen einander beinah an. Unterarm und Hand bilden einen grossen spitzen Winkel.

### 5. *Die Körperpflege.*

Die Handlungen zur Pflege und Entspannung des Körpers sind die ersten Bewegungsweisen, die den Jungvogel der selbständigen Erhaltung näherbringen. Mit deren Heranreifen im zweiten Teil der Nestperiode erlischt die elterliche Putztätigkeit allmählich, wodurch die Beziehung zwischen Alt- und Jungvogel bereits eine erste Lockerung erfährt.

Intentionen zur Körperpflege können spontan aus dem Schlaf heraus oder auf Sperreize hin auftreten. Eine Sperrbewegung kann durch Putz- oder Entspannungsbewegungen unterbrochen werden, besonders wenn auf den Sperreiz hin nicht sogleich eine Fütterung erfolgt. Sie kann sogar völlig unterdrückt werden, selbst wenn weitere sperrauslösende Reize einwirken und das Futter vor den Schnabel gehalten wird. Auch nach erfolgter Fütterung treten Bewegungen zur Körperpflege auf. Putzreaktionen können bei Aufzuchtvögeln durch Putzen mit der Pinzette an den betreffenden

Körperstellen mitunter ausgelöst werden. Vermutlich kann im Freiland durch das Putzen der Altvögel selbständige Putzbewegung bewirkt werden. Beobachtet wurde diese Reaktion aber nicht.

Putzhandlungen treten frühestens Ende 6. Tag auf und werden anfangs in Form von zitternden Schnabelbewegungen in Richtung Brust und Flügel sichtbar. Vielfach schlafen die Nestlinge inmitten einer Putzintention wieder ein. Am 8. Tag können die Putzreaktionen schon mehrere Sekunden andauern und kommen





Abb. 10.

*a*) Junges vom 9. Tag putzt sich am Oberarm.

*b*) Ausgewachsener Jungvogel kratzt sich unter dem Flügel durch.

häufiger vor. Sie sind ausser auf erwähnte Stellen auch auf Bauch, Schulter, Vorderrücken und Seitenflanke gerichtet. Bis zum 8., teilweise 9. Tag sind die Bewegungen noch unkoordiniert. Der Nestling wendet den Kopf zu wenig, putzt statt sich selbst den Nestrand, Nachbarn, oder unmittelbar über der entsprechenden Körperstelle. Vom 9. Tag an kann die Haut richtig beknappert und die Federn können durch den Schnabel gezogen werden (Abb. 10 *a*). Die Nestlinge erreichen nun auch die hinteren Rückenpartien und den Oberschenkel. Nach Beobachtungen bei Nest B nimmt der Putztrieb der Altvögel nach dem 8. Tag rapid ab. An diesem Tag wurden die fünf Jungen während einer Stunde 30 Minuten sieben Mal beknappert, am 10. Tag nur zweimal innerhalb einer Stunde

15 Minuten. Am 10. und 11. Tag nehmen die Putzhandlungen des Jungen sehr viel Zeit in Anspruch. Erstmaliges Betupfen des Bürzels konnte unmittelbar vor oder nach dem Ausfliegen festgestellt werden. Es wäre denkbar, dass die Bürzeldrüse dann schon Fett absondert. Ein eingefettetes Gefieder wäre für frisch ausgeflogene Junge, die bei ihren unbeholfenen Flattersprüngen zuweilen ins Wasser fallen, und auch gegen Witterungseinflüsse, denen sie von dem Zeitpunkt an schutzlos ausgesetzt sind, von Vorteil.

Erste Kratzbewegungen konnten am 9. Tag beobachtet werden. Wird an Ohr- oder Wangengegend gekratzt, so wird der Hals extrem schräg nach vorn gereckt, der Kopf leicht zur Seite geneigt, der Schnabel geöffnet und anschliessend unter dem Flügel durch gekratzt. Beim Kratzen von Kopfoberseite und Kinn wird der Hals nicht gereckt und der Schnabel nicht geöffnet. Alle beobachteten Teichrohrsänger kratzen sich ausschliesslich, auch im Adultzustand, unter dem Flügel durch (Abb. 10 *b*) — mit andern Worten vorneherum — und widerlegen hiermit die Ansicht HEINROTHS, dass sich alle Singvögel hintenherum kratzen. Es ist denkbar, dass ein extremes Halsvorstrecken mit geschlossenem Schnabel, welches bereits am 8. Tag beobachtet werden kann, eine Vorstufe zum Kratzen ist. Oft wird nämlich vom 9. Tag an der Hals gereckt und der Schnabel geöffnet mehrere Sekunden, bevor zu kratzen angehoben wird, oder dieses unterbleibt gänzlich. Diese Reaktion ist nicht auf Gleichgewichtsschwierigkeiten zurückzuführen, denn das Junge ist auf den ganzen Lauf aufgestützt und an die Nestwand oder das Geschwister angelehnt. Im Gegensatz dazu ist der isoliert stehende eben ausgeflogene Vogel nicht im Stande, sich zu kratzen, da er, kaum sein Bein anhebend, vom Halm zu fallen droht und dieses schleunigst wieder abstellt.

Reiben der Kopfseite am Nestrand konnte bei einer Brut bereits am 8. Tag beobachtet werden, ebenso Schnabelwetzen, bei den andern Bruten erst am 10. Tag. Schnabelwetzen ist anfangs, wie die Putzbewegungen, noch unkoordiniert.

Entspannungsbewegungen:

Flügelwinkeln und -hochziehen kann andeutungsweise am 7. Tag beobachtet werden. Beim Flügelwinkeln werden die geschlossenen, beim -hochziehen die geöffneten Flügel gleichzeitig steil in die Höhe gehoben und wieder am Körper an-

gelegt. Erst vom 9. Tag an werden die Bewegungen so ausgeprägt durchgeführt, dass eine genaue Unterscheidung zwischen Winkeln und Hochziehen möglich ist. Mitunter werden diese Entspannungsbewegungen durch extremes Halsvorstrecken eingeleitet (vgl. dazu Sauer 1956: dieselbe Beobachtung bei Gartengrasmücken).

Flügelfächern (= Flügelspreizen, -ziehen) kommt ebenfalls erstmal intentionsweise am 7. Tag vor. In den letzten Nesttagen werden häufig beide Flügel gespreizt unter Abheben und Hochstrecken des Körpers, auf den Läufen oder bei gestreckten Beinen auf den Zehen stehend. Nach dem Ausfliegen kommt beidseitiges Flügelspreizen nur noch selten vor. Beim einseitigen Fächern wird das dem Flügel zugehörige Bein gegen den Nesthalm abgestemmt oder frei hinter diesen gehalten mit gleichermassen gekrümmten Zehen wie zum Festkrallen der Stange. Gleichzeitig wird der andere Flügel oftmals gewinkelt. Junge, die im Begriff stehen, auszufliegen oder eben ausgeflogen sind, strecken besonders häufig die Beine, indem sie die Tarsalgelenke übermässig durchdrücken. Eine Vorstufe zu dieser Bewegung kann schon am 8. Tag gesehen werden. Der Körper wird abgehoben und die Zehen bei durchgestreckten Tarsalgelenken gegen die vordere Nestwand oder den Nestgrund gestemmt. Der Körper wird an die rückwärtige Nestwand angelehnt oder auf den Nestrand gestützt, was aussieht, als sitze das Junge auf dem Rand. Zuweilen ist nur eine Intentionsbewegung dazu vorhanden, indem sich der Nestling auf die Läufe aufrichtet. Gefiederschütteln kann erstmals am 10. Tag beobachtet werden. Am 12. Tag schlagen ausgeflogene Jungvögel erstmals die Flügel über dem Rücken gegeneinander, eine Bewegungsweise, die später vor allem nach dem Baden ausgeführt wird, um das Gefieder zu trocknen. Sonnstellung wird von einem im Freiland beobachteten Jungen (Nest K) bereits am 11. Tag, kurz vor dem Ausfliegen auf dem Nestrand stehend, eingenommen. (Aufzuchtvögel werden zu diesem Termin noch nicht intensiver Sonnenbestrahlung ausgesetzt.)

### 6. *Das Schreckverhalten.*

Erste Zeichen von Schreck zeigen die Jungen bereits vom 4. Tag an, indem sie, statt wie gewöhnlich nach erfolgter Fütterung, bei Nestentnahme Kot abgeben.

Zur selben Zeit wie Putz- und Entspannungsbewegungen treten die ersten Bewegungsweisen zum Schreckverhalten auf. Vom 7. Tag an drücken sich die jungen Teichrohrsänger in die Nestmulde. Wie dies von andern Singvogelarten her bekannt ist, ziehen sie den Kopf zwischen die Flügel und krallen sich am Nestgrund an. Dass die Drückreaktion zu diesem Termin eintritt, ist funktionell von Bedeutung, denn die Jungen sind nun soweit herangewachsen, dass sie über den Nestrand hinauf reichen und so von allfälligen Feinden besser bemerkt werden können. Stärker als der Alarmlaut löst anfangs rascheln im Schilf die Reaktion aus. Nach Experimenten in der Aufzucht wirken auch andere Geräusche wie Kratzen oder Verschieben eines Objekts auf einer rauhen Unterlage und längeres Wasserplätschern. Wie wir sehen, ist auf akustischem Gebiet der AAM sehr weit. Als mechanischer Reiz wirken starke Schüttelbewegungen. Bei Freilandjungen können auch taktile Reize Drücken auslösen. Bei kleinern Nestlingen können die genannten Reize Sperren bewirken. Vom 9. und 10. Tag an drücken sich Nestlinge im Freiland auch auf visuelle Reize. Die Reizschwelle für Schreckreaktionen hängt stark vom Hungergrad ab, wie wir bereits auf Seite 94 gesehen haben. Frühestens am 7. Tag geben die Jungen, wenn sie ergriffen werden, Schrecklaute. Dadurch wird die Alarmreaktion der Altvögel erhöht. Sie überschreiten die Fluchtdistanz von 2-3 m, kommen nahe zum Nest gehüpft, breiten die Flügel ruckweise aus und stossen Schrecklaute aus. Im Extremfall wagen sie Angriffe auf den Feind, indem sie auf ihn niederstürzen und ihn picken. Besonders kurz vor dem Ausfliegen der Jungen sind die Alarmreaktionen der Elternvögel gesteigert. Schon am 10. Tag kann der dem Nest entnommene Jungvogel erstmals die für den ausgeflogenen typische Schreckstellung einnehmen. Er breitet die Flügel waagrecht und im Gegensatz zum Adultvogel (siehe oben) während mehrerer Sekunden aus, spreizt Schwingen



Abb. 11.
Eben ausgeflogenes Freilandjunges nimmt auf nahenden Finger Schreckstellung ein. Abgeschwächte Reaktion: der Schnabel bleibt geschlossen.

und Steuerfedern. Den Schnabel sperrt er ohne den Hals zu strecken auf und stösst Schrecklaute in rascher Folge aus. Es tritt rasch Ermüdung ein. Bei wiederholten Versuchen fällt eine Komponente nach der andern weg, erst die Schrecklaute, dann das Schnabelöffnen, als letztes das Flügelausbreiten (Abb. 11).

## C. Das Verlassen des Nestes

### 1. *Alter und Disposition.*

Wohl die tiefgreifendste Umstellung in der Postembryonalzeit erfährt der Jungvogel mit dem Ausfliegen. Bis dahin lebte er im Schutze der Eltern und des engen Nestes, wo die Bewegungsmöglichkeiten auf ein Minimum beschränkt sind; nun wird sein Lebensraum schlagartig stark erweitert. Das Junge hat sich ungestützt auf seinen eigenen Beinen zu halten und fortzubewegen in einem Biotop, wo grosses Geschick erforderlich ist. Die äussere Veränderung ist eine sehr plötzliche, doch die dazu notwendigen Verhaltensweisen sind im Laufe der Nestzeit allmählich herangereift. sen. Die Gliedmassen haben am Ende der Nestperiode schon die Adultgrösse erreicht (siehe Abb. 3, Fig. 3). Das Gefieder schützt bereits notdürftig gegen Witterungseinflüsse. (Junge, die ausfliegen, bevor das neue Schilf ausgewachsen ist, schützt die Farbe im undichten vorjährigen Bestand durch seine tarnende Wirkung vor Feinden.) Die Schwungfedern haben allerdings erst die halbe, die Steuerfedern erst ein Viertel der adulten Länge erreicht (Abb. 2 B, k Abb. 3, Fig. 2). Der Jungvogel ist noch völlig flugunfähig. Die Flügel haben in den ersten Tagen nach Verlassen des Nestes vorwiegend die Funktion von Gleichgewichtsorganen (siehe S. 120/121). Das Gewicht hat sich seit dem Schlüpftag annähernd verzehnfacht (Abb 3., Fig. 1).

Die Entwicklung ist von der Ernährung abhängig, diese von der Anzahl der Geschwister, Witterung und Tageslänge. In welchem Ausmass diese Faktoren Einfluss haben, ist bis dato nicht untersucht worden.

Brown und Davies geben für das Ausfliegen als Altersdurchschnitt von 53 Individuen 10 Tage, 18 Stunden an (Extremwerte 9 Tage 16 Stunden und 13 Tage). Im Jahr 1958 und 1959 beobachtete Freilandbruten flogen vorwiegend am 11. Lebenstag aus. Die

Bruten B und J (1959), bei denen infolge schlechter Witterung ca. 1 Tag Entwicklungsrückstand eingetreten war, verliessen das Nest am 12. Tag.

Nachfolgende Tabelle gibt die endgültigen Ausflugstermine für Vögel in Gefangenschaft an.

| Tag | 1958 | 1959 |
|---|---|---|
| 10. | 0 | 1 (kurz zuvor eingeholt) |
| 11. | 7 | 5 |
| 12. | 8 | 6 |
| 13. | 4 | 3 |

Nicht immer ist das Verlassen des Nestes ein einmaliger und endgültiger Vorgang. Im Freiland konnten Fälle beobachtet werden, wo Jungvögel mehrmals ausflogen. (Bereits HOWARD 1910 erwähnt diese Tatsache.) Doch scheinen nach eigenen Beobachtungen im allgemeinen einmal Ausgeflogene selten wieder ins Nest zurückzukehren im Gegensatz zur Aufzucht, wo dies auch bei normalen Entwicklungsverhältnissen öfter vorkommt. Die Ursache liegt darin, dass das Nest hier, da nicht von dichtem Schilf verdeckt, ständig im Blickfeld bleibt und die Entfernungsmöglichkeiten im Käfig gering sind. Hiermit lässt sich wenigstens teilweise erklären, warum das Alter für endgültiges Ausfliegen etwas höher ist, indem einige der angegebenen Vögel das Nest schon tags zuvor verlassen haben und dahin zurückgekehrt sind.

Extremfall: Hellrot 5 fliegt am 11. Tag um 13.30 aus. 15.02 kehrt es zum einen Tag jüngeren Geschwister Lila zurück. Am 12. Tag kurz vor 7 Uhr fliegt es wieder aus und kehrt um 8 Uhr ins Nest zurück, welches es gleich wieder verlässt. 10.20 geht es zurück ins Nest. Verlässt es erst 17.50 wieder und kommt sogleich zum sperrenden Nestling zurück. Nächster Tag: Beide verlassen das Nest um 6 Uhr morgens und kommen gleich zurück, gehen um 9 Uhr wieder hinaus. Eines sitzt um 10.30, das andere um 11 Uhr wieder darin. 11.10 fliegen beide endgültig aus.

In mehreren Fällen fliegen die Vögel auch in Gefangenschaft nur einmal aus, besonders, wenn dies alle Geschwister gleichzeitig tun, ebenso isolierte Junge grösstenteils.

### 2. *Aeussere Auslöser.*

Wir haben bisher nach den endogenen Ursachen gefragt, die den Ausflugstermin bestimmen. Jedoch konnte im Freiland

beobachtet und in der Aufzucht nachgewiesen werden, dass oft nicht spontan ausgeflogen wird, sondern dass äussere Faktoren hinzukommen, die, wenn die innere Disposition vorhanden ist, das Verlassen des Nestes auslösen:

1. Wie von vielen Passeres bekannt ist, reagieren Teichrohrsänger am Ausflugstag beim Anblick eines Feindes statt mit Drükken, indem sie das Nest fluchtartig verlassen (auch ohne dass die Altvögel Alarm schlagen).

2. Oft findet das Verlassen des Nests im Zusammenhang mit einer Fütterung statt. Hierbei sind drei Fälle möglich:

*a*) Bei Abgang des Altvogels hüpft der noch hungrige Jungvogel diesem erstmals flügelflatternd nach, eine Reaktion, die beim flüggen Vogel von Tag zu Tag häufiger vorkommt (siehe auch S. 131).

Beispiel: Nest K: Das Junge hüpft nach erfolgter Fütterung sogleich in Richtung des abgehenden Weibchens auf den Rand unter Flügelflattern. Es erklimmt unter „trr"-Lauten einen Halm und hüpft an einen nächsten.

*b*) Der Jungvogel hüpft in der Sperrerregung dem futterbringenden Altvogel entgegen.

Beispiel: Nest K: Der Nestling schwingt sich, wie er den Altvogel in ca. 1 bis 2 m Entfernung gewahrt, in der Sperrerregung auf den Nestrand in dessen Richtung und wird sogleich gefüttert.

Analoge Beispiele aus der Aufzucht: Hellrot 5 schwingt sich in der Sperrerregung beim Anblick der Pflegerin nach vorne auf den Nestrand und lässt sich dort füttern. Lila 5 hüpft in der Sperrerregung aus dem Nest nach vorne auf den Käfigsims. Sperrt hier unter lautem Geschrei und koordiniertem Flügelflattern.

*c*) Der Nestling sperrt erst den futterbringenden Altvogel, bzw. die Futterpincette an. Dann schlägt die Sperrstimmung in Ausfliegstimmung um. Das Jungtier hüpft nicht auf die Futterquelle zu, sondern in anderer Richtung ab. Hierbei ist anzunehmen, dass der fütternde Altvogel oder der Mensch im Moment als Störenfried empfunden wird und das Verlassen des Nestes als plötzlich aufkommende Fluchtreaktion gedeutet werden kann.

Beispiel: Freilandnest J: Der Altvogel bringt Futter. Ein Junges, welches auf dem Nestrand steht, sperrt diesen, den Kopf zurückgewendet, erst an, wird aber nicht gefüttert. Es erklimmt auf der dem Altvogel entgegengesetzten Seite den Nesthalm in Spiralen.

Beispiel: Aufzucht: Grün 3 klimmt, statt auf die nahende Pincette zu sperren, den neben ihm stehenden Halm unter harten „tjö“-Lauten bis dicht unter das Deckgitter hoch. Lila 5 sperrt erst auf die nahende Pincette, gibt plötzlich andersartige Laute und hüpft nach hinten weg.

3. Am Ausflugstag warnen die Altvögel auf geringere Störungen hin als an den vorhergehenden Tagen. Oftmals stossen sie Alarmlaute ohne ersichtlichen äussern Anlass im Leerlauf aus (vgl. CURIO 1959) und können damit statt Drücken Ausfliegen bewirken.

Beispiel: Nest B: Zwei Fütterungen folgen kurz hintereinander. Alsdann werden in Nesthähe, ohne dass die Eltern sichtbar sind, Alarmlaute hörbar. Zwei Junge drücken sich daraufhin, das dritte rückt äusserst lebhaft auf dem Rand hin und her und hüpft weg.

Gleichzeitig kann den Jungen Futter vorenthalten werden. BROWN und DAVIES erwähnen solche Beobachtungen. Dass Jungvögel durch vorenthaltenes Futter oder längere Futterpause aus dem Nest gelockt werden, ist noch von andern Singvogelarten bekannt: Berglaubsänger, Grauschnäpper, Hausspatz, *Dendroica virens* u. a. (zit. in MORSE-NICE 1945). Nach eigenen Beobachtungen konnte von vier zu dem Zeitpunkt genauer verfolgten Bruten dieses Verhalten nur bei einem Nest festgestellt werden (Nest A).

Gekürztes Protokoll: Nach Ausfliegen von Blau am 11. Tag bleibt Rot zurück. Dieses wird nicht gefüttert, das Ausgeflogene dagegen regelmässig. Die Altvögel hüpfen oft am Nest vorbei und fliegen darüber hinweg, manchmal mit Futter im Schnabel, und geben Alarmlaute. Der Nestling lässt dauernd den Ortungslaut hören und rückt im Nest herum. Einmal hüpft ein Elter mit Futter so nahe am Nest vorbei, dass dies heftige Sperreaktionen des Jungen bewirkt. Dennoch wird nicht gefüttert. Die erste Futterpause dauert über eine Stunde, die zweite und dritte ca. 40 Min., dann fliegt das Junge aus und erhält sogleich Futter.

Entsprechende Experimente bei Jungen in der Aufzucht zeigen, dass durch Nachahmen des Warnlauts bei Hunger Ausfliegen, bei Sättigung Drücken verursacht werden kann. Rascheln mit dürren Schilfhalmen hat denselben Effekt.

Beispiele: Schwarz 7 springt 30 Min. nach letzter Fütterung auf Nachahmung des Alarmlauts „skrrrä“ aus dem Nest und erklimmt sogleich einen Halm.

Hellrot 5, bereits ausgeflogen und wieder auf den Nestrand zurückgekehrt, legt unmittelbar nach erfolgter Fütterung auf das Rascheln mit Schilfhalmen hin die Kopffedern an und drückt sich in die Nestmulde hinein.

Infolge langer Hungerperiode kann sogar ohne Aussenreiz ausgeflogen werden. So waren in Gefangenschaft gehaltene Vögel vielfach am Morgen schon vor der ersten Fütterung oder am Mittag während zweistündiger Futterpause ausgeflogen.

So wie Hunger auf das Ausfliegen fördernd wirkt, wirkt Sättigung hemmend. Vor allem in der Aufzucht lässt sich beobachten, dass Jungtiere, die bereits auf den Nestrand gestiegen oder ausgeflogen sind, nach erfolgter Fütterung in sattem Zustand in die Nestmulde zurückkehren, besonders, wenn noch Geschwister darin sind. Noch im Nest Verweilende können bereits Ausgeflogene veranlassen, zurückzukommen, indem sie diese ansperren oder erstmals den Zusammenrücklaut (siehe S. 156) hören lassen. Dass sehr schlechte Witterung hemmend wirkt, zeigt die Beobachtung bei einem Nest, wo die Jungen trotz normaler Entwicklung erst am 13. und 14. Tag ausflogen.

### 3. *Der Vorgang des Ausfliegens und die ersten Fortbewegungsversuche.*

Vor dem Ausfliegen sind die Nestlinge sehr unruhig. Sie rücken herum, putzen sich ausführlich, führen alle Arten von Entspannungsbewegungen durch, gucken lebhaft um sich und stossen eventuell schon „tschö“-Laute aus, mit denen Ausgeflogene in hungrigem Zustand dem Altvogel ihren Standort angeben. Beim Verlassen des Nestes kann der Jungvogel sofort einen angrenzenden Halm spiralförmig in kleinen ruckartigen Hüpfern unter Flügelklappen oder -flattern hochklettern. Der Drang, über Nesthöhe hinaufzugelangen, ist auffallend. Einige Stunden nach dem Ausfliegen beobachtete Freilandjunge halten sich auf einer Höhe von ca. 1,50 m bis 2,50 m auf. Auf der Flucht wird noch höher hinaufgehüpft. Am 10. Tag eingeholte Junge versuchen kurz darauf ausfliegend nach oben durch das Deckgitter zu entfliehen. Auch normalerweise halten sich unsere Rohrsänger in den ersten Tagen vorwiegend im obersten Käfigdrittel auf. Der ausfliegende Vogel kann vom Nestrand direkt einen weiter weg stehenden Halm anpeilen. Dann hält er in der Absprungsintention den Körper waagrecht oder bewegt ihn sogar während mehrerer Sekunden hin und herpendelnd auf und ab. Oft wird auf dem Nestrand umhergerückt

und umhergeblickt, was aussieht, als suche das Junge ein Landungsziel. Anfangs entfernt sich die Brut nicht weit vom Nest. Sie kann sich stundenlang in dessen unmittelbarer Nähe aufhalten (Beobachtungen bei Nest B und K). Das Hüpfen von einem Schilfhalm zum andern erfordert sehr grosse Anstrengung. Nach LORENZ 1935 verfügen Rohrsänger, bei denen das Verfehlen des Landungsziels von schwerwiegenden Folgen wäre, besonders über die angeborene Fähigkeit der Zielsicherheit. Nach eigenen Beobachtungen wird dennoch des öftern ein Halm verfehlt, sei es infolge eines zu kurzen Sprungs oder noch mangelhaft koordinierten Greifreflexes. Im Freiland fällt das Junge dabei ins Wasser, breitet die Flügel aus und strampelt mit den Füssen, bis es einen Halt gefunden hat, an den es sich anklammern kann. Hat es einen Schilfhalm erreicht, so klettert es so rasch wie möglich daran empor. Beim Verlassen des Nestes zeigt sich besonders deutlich, dass nur normal Entwickelte fortzubestehen vermögen.

In einem Fall konnte ein 10-tägiger unterentwickelter Nestling beobachtet werden, der vor Sperrerregung über den Nestrand torkelte, ins Wasser fiel und nicht vermochte, sich an Halmen anzuklammern und wieder emporzuarbeiten. Die Altvögel hüpften nahe herbei, beäugten ihn unter Warnen und kümmerten sich dann nicht weiter darum. Offenbar besitzen Teichrohrsänger keine Rettungsreaktion wie z. B. Grasmücken (nach LORENZ 1935).

In Gefangenschaft fallen eben Ausgeflogene häufig an den Boden, wo sie in grossen Sätzen herumhüpfen, bis sie einen Halm gefunden haben.

Am senkrechten Schilfhalm hält sich der eben ausgeflogene Vogel in aufrechter Stellung (Abb. 12 *a*, *b*), bei der das ganze Körpergewicht vom untern Bein getragen wird und das obere entlastet der Körperseite anliegend und stark gewinkelt am Halm abstützt. Dies ist energetisch die günstigste Haltung für den Vogel, der noch untrainiert ist und dessen Muskulatur eventuell noch nicht völlig ausgebildet ist, was bis dato nicht untersucht wurde. Um an einen nächsten Halm zu gelangen, wird ein bis mehrmals waagrechte Körperstellung eingenommen wie bei Verlassen des Nestes und es werden kleine Hüpfer an Ort und Stelle gemacht, bevor unter Erregungslauten und Flügelgeflatter der Sprung erfolgt. Am nächsten Halm angelangt wird sofort wieder aufrechte Stellung eingenommen. Von Tag zu Tag wird die Aufricht-Bewegung weniger

deutlich und abrupt. Der Körper wird weniger steil aufgerichtet. Das Flügelgeflatter und die Laute bleiben aus. Um den 20. Tag herum kann bei längerem Hüpfen auf gleicher Höhe die waagrechte Haltung beibehalten werden (Abb. 12 *c*). Durch Training (Lernvorgang) und eventuell stärkere Ausbildung der Muskulatur ist nun volle Bewegungsfreiheit inbezug auf Geschwindigkeit und Wendigkeit erreicht. Der Körper kann am senkrechten Halm in alle Richtungen gedreht werden. Zusammen mit dem Wachstum von Schwung- und Steuerfedern entwickelt sich die Flugfähigkeit, die aber erst nach dem 20. Tag eine grössere Rolle zu spielen beginnt.



Abb. 12.
*a*) und *b*) Freilandjunges vom 11. Tag in aufrechter Stellung am Schilfhalm. *c*) Ausgewachsener Jungvogel in waagrechter Stellung.

Kurz nach dem Ausfliegen ist der Fortbewegungsdrang sehr reduziert. Die Jungen verweilen lange Zeit am selben Ort, sich putzend, umherguckend, dösend oder schlafend und bei Hunger Ortungslaute ausstossend. In den folgenden Tagen hüpfen Vögel im Freiland selten spontan, aber häufig in noch hungrigem Zustand dem Altvogel entgegen oder nach, Käfigvögel angesichts der Bewegungen der Pflegerin und erst gegen den 20. Tag zu auf eigener Futtersuche oder im Jagdspiel.

Am senkrechten Schilfhalm längere Zeit ruhig zu verweilen, bereitet den eben Ausgeflogenen Schwierigkeiten, was sich in Rutsch- und erneuten Anklammerungsversuchen mit dem untern Fuss bemerkbar macht. Im Freiland suchen die Jungtiere einen schrägstehenden oder waagrechten Schilfhalm oder einen Ast eines Ufergebüsches auf, in den Käfigen einen schrägen oder waagrechten Stab. Zuerst stehen sie auf beiden Füssen und stützen oft den

Bauch auf. Einzelne beginnen schon bald, zuweilen auf einem Bein zu ruhen (Esti 4 am 13. Tag, Schwarz 2a am 14. Tag), andere erst nach dem 20. und 30. Tag. In ermüdetem Zustand richten sie den Schnabel schräg aufwärts, in den ersten Tagen so steil wie in der Nestlage.

Bereits E. Howard (1910) erwähnt die Anklammerungsfähigkeit beim Teichrohrsänger. Nach Versuchen von B. Blase (mündlicher Bericht), ist die Fähigkeit, sich an einem Halm anzuklammern, beim Teichrohrsänger, im Gegensatz zu andern Passeres-Arten, besonders gross. Dies ist, dem Biotop gemäss, eine sehr wichtige Eigenschaft, denn so vermögen die Vögel, auf den schwankenden Halmen sitzend, Stürme zu überdauern.

### 4. *Gegenseitiges Verhalten unter Geschwistern.*

Laut Brown und Davies sollen ausgeflogene Junge keinerlei Zusammengehörigkeitsgefühl zeigen. Nach persönlichen Freilandbeobachtungen (vorwiegend Brut K) stimmt dies nicht ganz. Die Geschwister sitzen wohl oft stundenlang meterweit auseinander, ohne sich im geringsten umeinander zu kümmern. Dann aber trifft man sie wieder dicht beisammensitzend. Doch, wie auch sporadische Beobachtungen bei andern Bruten zeigen, ist der Drang, zur Ruhe zusammenzurücken, hier bedeutend geringer als in der Gefangenschaft, wo die Jungen, auf engem Raum beisammenlebend, einander stets im Auge haben und bereits unmittelbar nach Verlassen des Nests zueinanderdrängen. Einzelindividuen lehnen sich mitunter an einen Halm bzw. eine Wand an.

Aeltere Jungvögel rücken, da sie auch weniger ruhebedürftig sind, seltener aneinander, ruhen teilweise alleine, aber in geringem Abstand voneinander. Eine festgelegte Individualdistanz scheint es nicht zu geben. Dies gilt noch für 5 überwinterte Käfiginsassen im April. Ende August 1959 eingefangene Wildlinge schliefen in der Volière in einer Gruppe besammen, aber nicht aneinander angelehnt.

Gegenseitige Kontaktnahme tritt bei ältern Geschwistern, wie wir später sehen werden, noch in andern Beziehungen auf.

### 5. *Entfernung vom Nest.*

In der ersten Zeit nach dem Ausfliegen halten sich Freilandjunge weitgehend innerhalb der Territoriumsgrenzen auf. Beringungsergebnisse zeigen, dass ältere, selbständige Jungvögel umherziehen.

Beispiele (vgl. Abb. 13): No. 19 u. 21, Geschwister von einem Nest bei der Neumühle (N) werden mit 24 Tagen vor der Vogelwarte (V) gleichzeitig gefangen. Dies deutet auch auf den Zusammenhalt von Geschwistern hin. No. 21 wird mit 28 Tagen beim Seeklub (S) gefangen; No. 23 aus einem andern Nest bei der Neumühle mit 24 Tagen bei der Vogelwarte; No. 22, Geschwister von No. 23, mit 26 Tagen bei der Vogelwarte; No. 27 aus Nest beim Neubau (Nb) mit 30 Tagen zwischen Bootshaus (B) und Seeklub (S); No. 43 aus Nest bei Vogelwarte (V) am 33. Tag am Langenrain (L); No. 08 aus Nest bei Gärtnerei (G) mit 40 Tagen beim Seeklub.

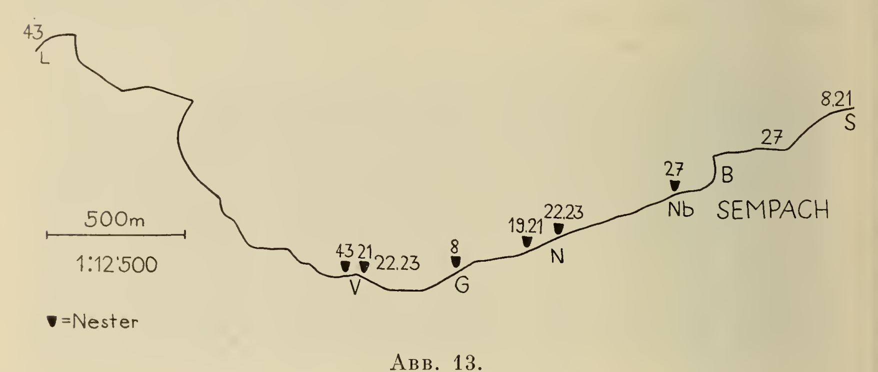



Abb. 13.
Entfernung selbständiger Jungvögel aus dem elterlichen Territorium.

## 6. *Umstellung in der Beziehung von Jung- und Altvogel.*

Nicht nur für den Jungvogel bedeutet das Ausfliegen eine völlige Veränderung. Auch für die Altvögel wird eine neue Situation geschaffen, indem diese das Futter, statt es zum Nest zu tragen, von dem Zeitpunkt an den im umliegenden Gebiet zerstreut sitzenden Jungen zuführen müssen. Die Handlung des Kotwegtragens und die Hudertätigkeit fallen gänzlich weg. Es ist daher nicht erstaunlich, dass in einigen Fällen die Eltern die Umstellung nicht sofort vollziehen können. Dies trifft vor allem dann zu, wenn alle Jungen gleichzeitig ausfliegen.

Besonders ausgeprägt zeigt sich dies bei Nest J (2 Junge): Die Geschwister A und B verlassen das Nest kurz hintereinander um 15.48. Ein Altvogel füttert, gleich darauf mit Futter zu dem über dem Nest sitzenden A kommend, dieses nicht, sondern hüpft damit zum leeren Nest. Dort zeigt er Fütterintentionsbewegungen und sogar die Flügelbittgebärde, da er sein Futter nicht loswerden kann. Anschliessend

setzt er sich „hudernd“ auf ein unentwickeltes Ei. Der Elter verlässt das Nest, bringt erneut Futter und hudert weiter, richtet sich des öftern auf und pickt nach unten. Die Jungen geben keine Laute. Der Altvogel rückt im Nest herum. Vom andern Partner hört und sieht man nichts. Um 16 Uhr beginnt A, Ortungslaute auszustossen. Der Eltervogel verlässt das Nest, bringt Futter zurück, begibt sich damit zum rufenden Jungen, füttert dieses aber nicht, sondern geht dicht unter diesem durch ab. 16.12 kommt der Altvogel mit Futter wieder zum Nest, gibt unter Flügelbewegung den „Fütterlaut“ „tschrr“, geht dann hinauf zum Jungen, füttert dieses, nimmt dessen Kot ab und verschwindet. Das Geschwister ist vom Beobachtungszelt weder sicht- noch hörbar. 16.16 erfolgt die nächste Fütterung. Wiederum wird, diesmal vergeblich, auf Kot gewartet. Ca. 16.20 hört man im Territorium erstmals den Laut, mit dem die Eltern ihre eben ausgeflogenen Jungen zu lokalisieren suchen. Die Jungvögel antworten darauf mit dem Ortungslaut. 16.43 A und B geben immer lautere Töne von sich. A dreht sich, guckt nach allen Richtungen. 16.55 ein Altvogel kommt zum Nest, setzt sich kurz hinein und geht wieder ab, wiederum um 17 Uhr guckt er hinein und entfernt sich wieder. 17.50 kommt er von neuem, „hudert“ kurz und verschwindet unter Ausstossen des Lokalisationslautes, obwohl die Jungen ständig Laut geben. Während 50 Minuten ist keine Fütterung von A erfolgt. Hier werden die Beobachtungen wegen sehr schlechter Witterung unterbrochen, um 18.02 wieder aufgenommen. Die Jungen rufen dauernd. In Nestnähe hört man am Sperrlaut, dass A gefüttert wird. 18.20 kommt der Altvogel mit Futter zum Nest, geht dann nach rechts hinauf und füttert A. 18.28 an den Sperrlauten ist hörbar, dass die Jungen wieder gefüttert werden.

Bei Nest G, wo die Jungen durch feindliche Störung herausgetrieben worden sind, scheinen die Altvögel Stunden zu brauchen, bis sie sich mit den Fütterungen auf die Ausgeflogenen umgestellt haben.

Bei Nestern, wo die Jungen in Abständen voneinander ausfliegen, können sich die Altvögel sogleich umstellen.

(Nester A, B, H): Von Brut B fliegt das erste Junge am Morgen vor 7.45 aus, das letzte zwischen 15.35 und 15.50 nachmittags. Soweit feststellbar, werden die Jungen nach Verlassen des Nestes sogleich regelmässig gefüttert. Nachdem das letzte ausgeflogen ist, kommt dennoch ein Altvogel einige Male mit Futter zum leeren Nest. (Treuenfels 1940 stellt dasselbe Verhalten beim Weidenlaubsänger fest.)

Oftmals lassen sich Junge, die eben ausgeflogen sind, nicht oder schwer zum Sperren bewegen. Inwieweit dies auf die Erregung infolge des Ausfliegens und veränderter Umweltbeziehungen oder eventuell auf eine verübergehende Entfremdung gegenüber dem Altvogel, bzw. der Futterpinzette in neuer Umgebung zurückzuführen ist, kann nicht entschieden werden.

### 7. *Die Kotabgabe.*

Mit dem Verlassen des Nestes ändert sich

1. Die Kotbeschaffenheit;
2. Die Häufigkeit der Kotabgabe;
3. Die Haltung zum Koten;
4. Die Beziehung des Altvogels zum Kot des Jungvogels fällt weg.

Für die Kotabgabe des Nestlings lassen sich folgende Merkmale hervorheben:

1. Der Kot ist, wie der von andern Passeres, von einer gelatineartigen Membran umgeben, sodass er vom Altvogel wie ein Paket abgehoben und entfernt werden kann, ohne dass er zerfällt.

2. Der Kot wird fast ausschliesslich nach erfolgter Fütterung abgegeben. Die Fütterung, nicht das blosse Sperren, löst die Entleerung erst aus. Nach Schlucken der Nahrung eventuell erneut aufkommendes Sperren wird durch die Kotabgabe unterbrochen. Während der Kotabgabe wird nicht gesperrt. In den Fütterungsintervallen wird normalerweise nicht gekotet, es sei denn vor Schreck. In Gefangenschaft aufgezogene Nestlinge koten während einer nächtlichen Fütterungspause von acht Stunden nicht. Ein Nestling kotet ein- bis zweimal pro Stunde, unabhängig vom Alter und der Anzahl der Fütterungen, mit andern Worten, gleich oft im Freiland, wo jeder Nestling pro Stunde mehrmals kleinere Futterportionen erhält, wie in der Aufzucht, wo nur zwei Fütterungen pro Stunde stattfinden.

3. Die Haltung zur Kotabgabe wird durch die Lage im Nest bestimmt. Der Kot wird so abgegeben, dass er für den Altvogel leicht abnehmbar ist. Am 1. Tag stützt der Nestling Stirn oder Kopfunterseite am Nestgrund oder Geschwister auf, macht robbende Bewegungen auf den Läufen zurück, stellt sich mitunter sogar auf die Zehen auf. Der Unterkörper wird von der Nestunterlage abgehoben und der Analpol nach oben gerichtet und seitlich hin- und herbewegt (Abb. 14 *a*). Oftmals ist der Jungvogel nach der Fütterung zu erschöpft, um die Kothaltung richtig einzunehmen. Die Bewegungen dazu werden nur angedeutet oder fallen ganz weg. Der Kot wird in Ruhelage abgegeben. Die Haltung in den folgenden Tagen unterscheidet sich nicht wesentlich von der des

ersten. Vom ca. 5. Tag an, wenn die Jungen die Nestmulde ausfüllen, führen sie die robbende Bewegung nicht mehr aus, sondern heben bloss noch den Bauch ab und stellen sich auf die Läufe oder Zehen auf. Erst am 9. und 10. Tag beginnen sie, den Kot auf und über den Nestrand abzugeben, indem sie den Körper solange der




ABB. 14.
*a*) Kotendes Junges vom 1. Tag im flachen Kunstnest. *b*) Junges vom 10. Tag kotet über den Nestrand (Gr. 1).

Nestwand entlang hoch- und über den Nestrand zurückschieben, bis die Kloake diesen nicht mehr berührt (siehe Abb. 14 *b*) und der Bauch auf den Nestrand aufgestützt werden kann. Der Schwanz wird senkrecht zur Körperachse gehoben. Die Flügel werden leicht seitlich abgestemmt oder sogar weit ausgebreitet.

4. Die Altvögel nehmen den Kot sogleich ab. In den ersten Nesttagen wird er hauptsächlich verschluckt. (Nach Beobachtungen von BROWN und DAVIES beginnen die Eltern schon am 2. Tag, den Kot wegzutragen. Nach dem 5. Tag trägt das Männchen, nach dem 7. das Weibchen den Kot ausschliesslich weg. Nach eigenen Beobachtungen bei Nest K wird erst vom 3. Tag an der Kot ab und zu weggetragen, vom 4. Tag an ausschliesslich). Obwohl die Kotabgabe nicht bei jeder Fütterung erfolgt, erwarten sie die Altvögel jedesmal, wenn nicht eine Störung vorliegt. Obwohl am Ende der Nestzeit über den Rand gekotet wird, wird der Kot dennoch häufig abgenommen. Sind beide Partner gleichzeitig zugegen, so picken beide danach, und es hängt von der Reaktionsgeschwindigkeit ab, welcher von beiden ihn erwischt.

Als Gegensatz zur Nestsituation seien die typischen Merkmale der Kotabgabe für den flüggen Vogel aufgestellt:

1. Der Kot, von keiner Membran umgeben, zerfällt bei der Abgabe in seine Anteile. Die Konsistenz ist vom Erregungsgrund des Vogels und von der Art des Futters abhängig. Im allgemeinen ist der Harnteil eher flüssig, der Darmteil kompakt.

2. Die Kotabgabe erfolgt viel häufiger als beim Nestling, kann noch durch Fütterung ausgelöst werden, findet aber oft völlig unabhängig davon statt, auch ohne spezielle Erregung. Der Kot ist entsprechend kleiner als bei einem ältern Nestling.

3. Es wird keine spezielle Haltung eingenommen. Die Kotabgabe erfolgt durch leichtes Auf- und Abwippen des Hinterteils.

4. Die Altvögel haben nichts mehr mit der Kotabgabe ausgeflogener Junger zu tun.

Der Uebergang von der Nestlingssituation zu der des ausgeflogenen Jungen setzt meist schon kurz vor dem Ausfliegen, ca. am 10. Tag ein und zwar damit, dass die Umhäutung des Kotes bereits hie und da unvollständig ist und dass bereits vor der Fütterung in Sperrerregung als auch in den Fütterungsintervallen gekotet werden kann. In der Erregung des Ausfliegens wird sehr häufig gekotet. Die Kote sind meist flüssig und ohne Membran. Die Haltung entspricht der des Altvogels. Jedoch geht aus genaueren Beobachtungen bei künstlich aufgezogenen Jungen hervor, dass der Uebergang keineswegs ein plötzlicher ist, sondern sich über mehrere Tage erstrecken kann. Dass auch die Altvögel die Wegtrage-Reaktion nicht schlagartig einstellen können, zeigt das Protokoll auf S. 125. Mit dem Ausfliegen hört die membranbildende Tätigkeit des Kloakenepithels nur allmählich auf. Der Kot ist oft, besonders nach langen Ruhezeiten, ganz oder noch teilweise umhäutet. Beispiele: Geschwister 5 geben bis in der Nacht vom 16. auf den 17. Lebenstag noch zum Teil umhäuteten Kot ab, Geschwister 1 und 7 bis zum 14./15. Tag.

Während die ersten Kote ummittelbar nach dem Ausfliegen bereits in der Haltung eines flüggen Vogels mit leicht wippendem Hinterteil abgegeben werden, wird alsdann mitunter wieder Nestlingshaltung eingenommen und auf einen imaginären Nestrand gekotet oder zumindest der Bauch fest an die Sitzstange angedrückt und der Körper hinabgehängt. Dabei kann der After hin-

und herbewegt werden. Diese Haltung wird noch bis zu zwei Tagen nach dem Ausfliegen registriert. Nestlingshaltung hat nicht notwendigerweise umhäuteten Kot zur Folge.

Zusammenfassend stellen wir fest, dass das Aussetzen der membranbildenden Tätigkeit, Kotabgabe über den Nestrand, Erlöschen der Abwarte- und Wegtragereaktion beim Altvogel keineswegs zusammentrifft. Einerseits setzt die Membranbildung vom 10. Tag an nur vereinzelt aus. Gleichzeitig koten die Jungen von dem Zeitpunkt an aber meistens über den Rand. Die Altvögel warten, eventuell mitbedingt durch die erhöhte Schreckbarkeit kurz vor dem Ausfliegen, den Kot nicht immer, aber dennoch häufig ab. In einigen Fällen trifft man verschmutzte Nester an, die auf ein Nachlassen der Wegtragereaktion am Ausflugstag schliessen lassen. Jedoch ist sogar beim Ausgeflogenen Kotabnahme noch vereinzelt möglich. Das Verschwinden der membranbildenden Tätigkeit erstreckt sich über Tage.

Leider existieren zu wenig genaue Beobachtungen bei langen Nesthockern, als dass ein exakter Vergleich gezogen werden könnte. Von der Rauchschwalbe berichtet Heinroth, dass die Umhäutung bei grössern Nestlingen fehle, der Kot über den Nestrand abgegeben und nicht mehr von den Altvögeln weggetragen werde. Nach Sutter (1941) liegt derselbe Tatbestand beim Wendehals vom 18. — 20. Tag an vor. Die Jungvögel fliegen am 21. oder 22. Tag aus. Nach Conder (1948 zit. in Portmann 1954) wird beim europäischen Distelfink, der eine Mittelstellung zwischen kurzen und langen Nesthockern einnimmt, vom 12. — 16. Tag an der Kot nur noch selten abtransportiert. Mit dieser Umstellung beim Altvogel entwickelt sich auch das Verhalten der Jungen. Sie heben ihre Kloake hoch und legen den Kot auf den Rand. Möglicherweise findet auch bei weiter zu untersuchenden langen Nesthockern die Auflösung der Verhaltensverschränkung Koten mit Membran — Abnahme- und Wegtragereaktion schon gegen Ende der Nestperiode statt.

## D. Vom Ausfliegen bis zur Erreichung der Selbständigkeit

### 1. *Das Bettelverhalten nach Verlassen des Nestes*

Am Ende der Nestzeit wird das Sperrverhalten durch eine neue Bewegungsweise bereichert, die für die Zeit nach Verlassen des

Nestes von Wichtigkeit ist. Die Sperreaktion ist nun ein aus mehreren Elementen zusammengesetzter Bewegungskomplex. Die Beziehung zwischen Alt- und Jungvogel ändert sich im Gegensatz zur Nestzeit nur wenig infolge der Weiterentwicklung lokomotorischer Bewegungsweisen und eventuell weiteren Lernprozessen. Mit Einsetzen erfolgreicher selbständiger Nahrungsaufnahme beginnt sich die Sperrbewegung allmählich abzubauen. Wir verfolgen die einzelnen Schritte genau. Wie HOLZAPFEL (1939) beim Star stellen wir uns die Frage, ob der Betteltrieb beim Jungvogel oder der Füttertrieb beim Altvogel zuerst erlischt. Durch weiter-



ABB. 15.
Bettelbewegung eines eben ausgeflogenen Jungen am 12. Tag (Grün 7).

geführte Fütterungen wird untersucht, ob, wie lang und in welchem Ausmass der Sperrtrieb gegenüber der Pflegerin wachgehalten werden kann. Ob man aber einer verlängerten Auslösbarkeit des Sperrens tatsächlich noch die Bedeutung einer Kind-Elter-Beziehung zuschreiben darf?

a) *Die Lokomotion als neue Komponente des Sperrverhaltens.*

Das Bettelverhalten des ausgeflogenen Teichrohrsängers wird vor allem dadurch gekennzeichnet, dass während des Sperrens heftig mit den Flügeln geflattert wird. Diese werden weit aufgespannt

und in rascher Folge nach unten geschlagen, eine Bewegung, die ganz der Flugbewegung entspricht (Abb. 15). Sie kann als Intention des Zum-Altvogel-hinfliegen-Wollens aufgefasst werden, kann den Jungvogel auch tatsächlich diesem entgegenbringen, was in ausflugsbereitem Zustand erstmals vorkommt, wie wir früher ausgeführt haben. Eben Ausgeflogene im Freiland wie in Gefangenschaft verweilen stundenlang am selben Ort. In den folgenden Tagen wird in zunehmendem Mass bei grossem Hunger dem Altvogel, der Futter gebracht hat, in anhaltender Bettelerregung ein Stück weit flügelflatternd nachgehüpft, später geflogen; oder auf diesen zu, wenn er in der Nähe vorbeikommt oder verweilt. Die Sperreaktion wird dadurch nicht, wie dies HOLZAPFEL (1939) für den Star und LORENZ (1935) für die Dohle beschrieben, völlig blockiert, sondern „tschö"-Laute ausstossend, öffnet der Vogel den Schnabel bei jedem Laut etwas. Die Nachfolgereaktion ist aber nicht konstant und es kommt zu keinem eigentlichen Führen der Jungen. Kommt der Altvogel direkt auf das Junge zu, so hüpft dieses nur ausnahmsweise und wenig entgegen, meistens bleibt es am Ort flügelflatternd stehen. In der Aufzucht kommen die Tiere, die sich meistens in den ersten Tagen nach dem Ausfliegen auf der im Käfighintergrund angebrachten Sitzstange aufhalten, nach vorn an die Scheibe gehüpft, wenn sie die Pflegerin davor erblicken. Von Tag zu Tag reagieren sie stürmischer. Um den 20. Tag fliegen sie bei Oeffnen des Käfigs heraus direkt auf uns zu. Nach der Fütterung hüpfen sie oftmals wieder von der Futterpinzette weg an den Ruheplatz zurück, wo sie sich aber eventuell noch weiterfüttern lassen. Diese Reaktion kann so interpretiert werden, dass in halbsattem Zustand Stimmungswechsel eintritt, der sich in aufkommender Fluchttendenz zeigt. Im Freiland sah ich Junge nie vom Altvogel weghüpfen, wahrscheinlich, da sie bei einer Fütterung nicht in gleichem Masse gesättigt werden.

b) *Sperrauslösende Reize.*

Nach dem Ausfliegen treten optische Sperreize an erste Stelle. Experimentell lässt sich, wie wir bereits geschildert haben, nachweisen, dass mechanische Reize noch wirksam sind, aber weniger stark. Wie wir gesehen haben, lernen Freilandjunge auf visuellem Gebiet schon in den letzten Nesttagen. Ausgeflogene verwechseln das Geschwister selten mit dem futtertragenden Altvogel.

Umgekehrt scheinen die Altvögel ihre Jungen persönlich kennen zu lernen. Dieser Schluss wird aus folgender Beobachtung gezogen: Wenn die beiden Geschwister von Nest K mehrere Meter voneinander entfernt sitzen, übernimmt jeder Elternteil eines davon und zwar immer das Weibchen das ältere, das Männchen das jüngere, gleichgültig, wo diese sich aufhalten. Sitzen die Jungen beisammen, so werden sie von beiden Partnern gefüttert (Vgl. dazu Marler 1956: Jeder junge Buchfink wird von einem Elter „adoptiert"). Nach bisherigen Versuchen bei Aufzuchtvögeln kann keine genaue Aussage darüber gemacht werden, bis zu welchem Grad weitere Lernvorgänge nach dem Ausfliegen hinzukommen. Aus der Tatsache, dass eben ausgeflogene Junge gleich intensiv auf die Futterpinzette wie auf andere bewegte Gegenstände sperren, wenn sie hungrig sind; hingegen bereits selbstfressende die Futterpinzette deutlich bevorzugen, ist ein Schluss auf Dressur nicht ohne weiteres zulässig. Es kann sich hier auch um eine vom Hungerzustand abhängige Verschiebung der Reizschwelle handeln. Unselbständige Vögel können infolge grossen Hungers auf unspezifischere Reize als ältere selbständige reagieren.

c) *Dauer und Abbau des Sperrverhaltens.*

Mit dem Einsetzen erfolgreicher selbständiger Nahrungsaufnahme, wie wir sie später schildern werden, treten bei allen künstlich aufgezogenen Jungen beinah gleichzeitig zwischen dem 22. und 25. Tag die ersten Abbauerscheinungen des Bettelverhaltens ein. Um die Schritte des Abbaus genau verfolgen zu können, werden die Komponenten, aus denen das Bettelverhalten des unselbständigen Jungvogels zusammengesetzt ist, in chronologischer Reihenfolge geordnet, aufgestellt:

1. Flügelflatterbewegung, Entgegenkommen;
2. Gereihte „tschöö"-Laute;
3. Entgegenrecken zum Futter, Recken von Hals und Beinen. Eben ausgeflogene Vögel stehen aufrecht, mit zunehmender Geschicklichkeit in den folgenden Tagen können sie sich vom Halm aus nach allen Richtungen der Pinzette entgegenrecken.
4. Schnabel möglichst weit aufsperren.

In der Aufzucht, wo nur einmal pro ½ Stunde oder Stunde gefüttert wird, werden jeweils mehrere Futterportionen abgenommen. Mit zunehmender Sättigung flauen die einzelnen Bettelbewegungen ab, wie wir dies bereits beim Nestling gesehen haben. Die Flügel werden schwächer und nur noch in vibrierenden Schlägen bewegt. Die Jungen geben statt langer „tschöö"- nur noch kurze „tschö"-, heisere „tsch"- oder „tschrr"-Laute von sich oder sperren lautlos. Hals und Beine werden weniger oder gar nicht mehr gereckt. Der Schnabel wird während kürzerer Zeitdauer und weniger weit geöffnet. Dadurch, dass sich die Vögel durch eigene Futteraufnahme in halbwegs gesättigtem Zustand befinden, sprechen sie auf die Pinzette weniger an. Die Intensität der Bettelbewegungen wird sowohl durch die Art des zur selbständigen Aufnahme bereitstehenden Futters als durch das mit der Pinzette zugeführte, mitbeeinflusst: Fliegen, Mehlkäferlarven und Ameisenpuppen werden Fleischfutter vorgezogen. Die Abbauerscheinungen kommen nicht nur durch die Abschwächung der Bettelelemente zum Ausdruck, sondern auch darin, dass die Jungen sich das Futter nicht mehr einführen lassen wollen. Sie verhindern dies, indem sie sperrend vor der Pinzette zurückweichen, den Schnabel zuklappen oder abpicken, besonders, wenn das Futter vor dem Schnabel hin- und herbewegt wird. Diese Reaktionen stehen nicht in direktem Verhältnis zur Intensität der Bettelbewegungen. Jene können noch sehr ausgeprägt sein und dennoch ist der Jungvogel unfähig, sich das Futter einführen zu lassen.

Beispiele aus Protokollen: Schwarz lässt sich am 26. Tag, einen Tag nach Einstellen der Fütterungen, einmal einführen, weicht dann sperrend vor der Pinzette zurück und pickt nicht ab.

Grün 3 sperrt am 24. Tag unter lautem Geschrei, lässt sich aber kein Futter einführen und pickt auch nicht ab.

Gelb d zeigt dieselbe Reaktion. Lässt man die Pincette vor seinem Schnabel ruhig stehen, so weicht er nicht weiter zurück, sperrt aber noch lange, bevor er im Stande ist, zuzupicken.

Hellrot 5 sperrt am 24. Tag unter lautem Geschrei und klappt den Schnabel über der Pinzette zu. Pickt dann ohne Sperren von dieser ab.

Esti kommt am 24. Tag zur Fütterung entgegen. Lässt sich nur einmal Futter einführen. Schnappt bei einer zweiten Portion zu, trägt sie auf die Sitzstange zurück und schlägt sie dort wie ein Beutestück.

Weiss b kommt am 23. Tag erst entgegen, wie die andern gefüttert werden, weicht vor der Pinzette erst sperrend zurück, schnappt dann zu. Trägt das Futter auf die Sitzstange und schlägt es dort.

Die bei Schwarz, Gelb d und Grün 3 angeführte Reaktion entsteht aus dem Konflikt heraus, dass zwar die passive Futterabnahme nicht mehr möglich ist, hingegen das aktive Zupicken von der Sperrbewegung unterdrückt wird. Sperren und Picken unterliegen verschiedenen Triebzentren, was schon daraus hervorgeht, dass die Pickreaktion einsetzt, währenddem noch ausgiebig gesperrt wird. Jedoch wird das Picken besonders in der ersten Zeit angesichts der Pflegerin gehemmt. Auch Vögel, die daran sind, selbständig aus dem Futtergefäss zu picken, können durch Handbewegungen der Pflegerin vor dem Käfig davon abgehalten werden (vgl. dazu Holzapfel, dieselbe Feststellung beim Star). Wie die Beispiele Hellrot 5, Esti und Weiss b zeigen, kann nach anfänglichem Sperren schliesslich die Picktendenz die Oberhand gewinnen, besonders, wenn die Pinzette vor dem Schnabel hin- und herbewegt wird. Erstes Zuschnappen kann schon bei eben ausgeflogenen Jungen bewirkt werden, das vorgehaltene bewegte Futter wird mit dem ganzen Schnabel umgriffen. Bei der eigentlichen Schnapp- und Pickbewegung, wie sie erst bei eben selbständigen Jungvögeln im Zusammenhang mit der Fütterung auftritt, wird der Schnabel weniger weit und erst unmittelbar vor der Reaktion rasch geöffnet und das Futter zwischen die Schnabelspitzen geklemmt. Im Freiland fällt der Beginn der Abbauerscheinungen vermutlich mit dem Nachlassen des elterlichen Füttertriebes zusammen.

Bei den Jungen von Nest K konnten am 25. Tag noch Fütterungen beobachtet werden. Die Jungvögel fliegen hier jedesmal, wenn sie die Altvögel in der Nähe gewahren, auf diese zu. Möglicherweise würden diese sonst nicht so oft füttern.

Nach Brown und Davies sollen junge Teichrohrsänger noch 10 bis 14 Tage (in einem Fall sogar 17 Tage), nach Springer (1960) 12 Tage nach dem Ausfliegen weitergefüttert werden. Wir fütterten unsere Vögel bis zum 25./26. Tag. Der Füttertrieb der Altvögel erlischt demnach kurz nach Einsetzen der Abbauerscheinungen.

1958 wurde eine Gruppe von Vögeln nach dem 25. Tag täglich einmal kontrollgefüttert, um festzustellen, zu welchem Termin der Betteltrieb der Jungen aussetzt.

| Beispiele: | | |
|---|---|---|
| | Grün a . . . . . . . | 86. Tag |
| | Orange a . . . . . . | 85. Tag |
| | Gelb a . . . . . . . | 34. Tag |
| | Gelb b . . . . . . . | 36. Tag |

| | |
|---|---|
| Grün b . . . . . . . | 39. Tag |
| Beige c . . . . . . . | 36. Tag |
| Rot c . . . . . . . | 36. Tag |
| Gelb d . . . . . . . | 78. Tag |
| Blau d . . . . . . . | 58. Tag |
| Grün d . . . . . . . | 73. Tag |

Nach diesen Resultaten zu schliessen erlischt der Füttertrieb des Altvogels vor dem völligen Abbau der Sperrelemente. Möglicherweise ist dies dadurch mitbedingt, dass Freilandjunge, wie Beringungsergebnisse zeigen, kurz nach Erreichung der Selbständigkeit das elterliche Revier verlassen (S. 124).

Denkbar wäre aber auch, dass durch erneut aufkommende Paarungsstimmung der Füttertrieb erlischt, obwohl die Jungen noch weiterhin betteln. Wie die Tabelle zeigt, bestehen grosse individuelle Unterschiede hinsichtlich der letztmaligen Sperreaktion. Eine geringfügige und einmalige Aenderung am Aussehen des Futters, der Pflegerin oder der Umweltsverhältnisse (Dislozierung in andern Käfig), ein einmaliger Ausfall einer Kontrollfütterung können die Jungen endgültig entfremden. Oft ist der äussere Anlass hiezu nicht ersichtlich. Der nachfolgend angegebene Zeitpunkt bezeichnet die letzte beobachtete Sperreaktion eines Jungen. Schon an vorhergehenden Tagen kann es vor der Pinzette geflüchtet sein.

Beispiele für letzte Sperreaktionen (1958):

Grün a sperrt letzmals am 86. Tag wenig in etwas geduckter Haltung den Schnabel auf. Lässt keine Laute hören. Pickt energisch ab. Später wird selten noch Futter gepickt ohne vorangehende Bettelreaktion.

Gelb d sperrt letztmals am 34. Tag unter Erregungslaut ‚trr' und pickt ab. Von dann an weicht es seitlich vor der Pinzette weg oder flüchtet sogar, wobei die äussern Gründe dazu nicht ersichtlich sind.

Gelb b pickt am 36. Tag nach minimalem lautlosem Schnabelaufsperren zweimal. Am nächsten Tag ist es ohne ersichtlichen äussern Anlass völlig verschüchtert.

Grün b sperrt am 39. Tag unter Flügelvibration und Erregungslauten den Schnabel wenig auf und pickt etwas von der Pinzette ab. Am darauffolgenden Tag findet die Fütterung gerade nach Hereingabe von frischem Futter statt. Es ergreift die Flucht. Nach Versetzen in andern Käfig ist es völlig und endgültig verschüchtert.

Rot und Beige c sperren am 36. Tag unter Flügelflattern und leisen Sperrlauten. Lassen sich die Pinzette einführen. Plötzlich Flucht. Am nächsten Tag erst Ortungslaut, dann Flucht.

Gelb d pickt am 74. Tag (18. Sept.) zum letzten Mal von der Pinzette ab. An den folgenden Tagen sperrt es jeweils unter Flügelklappen und

Ortungslauten, weicht von der Pinzette zurück und pickt nicht ab. Am 79. Tag keine Reaktion, am 80. Tag in neuem Käfig verschüchtert.

Blau d pickt bis zum 69. Tag noch hie und da von der Pinzette ab, manchmal flieht es. Am 58. Tag zeigt es letztmals Sperreaktion: verhält sich erst indifferent, sperrt dann lautlos den Schnabel auf, dann unter Sperrlauten und Flügelflattern. Nimmt mehrmals Futter ab.

Grün d zeigt seine letzte Sperreaktion am 73. Tag, sperrt das erste Mal den Schnabel nur ganz kurz auf. Gibt einen „tschö"-Laut, bewegt die Flügel nicht. Klappt das zweite Mal die Flügel leicht an. Zeigt weiterhin bis zu seinem Tod am 76. Tag leichte Flügelbewegung ohne den Schnabel zu öffnen und pickt energisch ab.

Durch mehrmalige Fütterungsversuche können eventuell wieder Bettelelemente hervorkommen. Vergleiche dazu Beispiel Blau d und Grün d. (Vgl. Holzapfel 1939: dieselbe Feststellung beim Star.) Noch bettelnde Junge können bei einem Artgenossen, dessen Sperreaktionen bereits erloschen zu sein scheinen, diese wieder erwecken.

So sperrt Blau b nach dem 42. Tag nicht mehr, am 56. Tag in einen Käfig mit noch bettelnden Jungen gesetzt, zeigt es auch wieder Sperreaktionen.

Bei einer andern Gruppe von Vögeln wurde durch weitergeführte allstündliche Fütterung der Versuch unternommen, ob der Betteltrieb zur Pflegerin dadurch länger aufrecht erhalten werden kann. Dies ist der Fall, wie nachfolgende Daten mit den vorhergehenden von kontrollgefütterten Tieren verglichen, zeigen:

| Exemplar | Tag der letzten Sperreaktion | Verhalten nach diesem Termin |
|---|---|---|
| Gelb *e* | 77. Tag | Abpicken oder indifferent |
| Braun *e* | 121. Tag | Abpicken oder indifferent |
| Rot *e* | 106. Tag | Am 107. Tag gestorben |
| Blau *e* | 124. Tag | Am 125. Tag gestorben |
| Rot *f* | 123. Tag | In neuen Käfig gesetzt, indifferent |
| Grün *f* | 121. Tag | In neuen Käfig gesetzt, indifferent |
| Gelb *f* | 119. Tag | Am 120. Tag gestorben |

M. Holzapfel (1939) schreibt zu entsprechenden Versuchen beim Star: „wenn die Picktendenz nicht die Oberhand gewinnt, so muss das Sperren über die Zeit hinaus erhalten werden können. Die mit dem Pinsel gefütterten Stare befinden sich nie im Hungerzustand und fühlen deshalb keinen Drang, häufig selbständig Futter aufzunehmen." Beim Teichrohrsänger ist dies nicht der Grund für

verlängerte Sperreaktion. Die weitergefütterten Vögel befinden sich durch selbständige Futteraufnahme immer in halbwegs sattem Zustand. Es scheint hier vielmehr, dass der Sperrtrieb unabhängig vom Picken durch stete Kontaktnahme noch aufrecht erhalten werden kann. Dadurch bleibt die Pflegerin wie ein Geschwister vertraut. Möglicherweise hat sie hier wie bei nur einmal täglich gefütterten Tieren gar nicht mehr die Bedeutung eines Elters, sondern eines Geschwisters oder eines sozialen Kumpans.

d) *Bettelreaktionen unter Geschwistern.*

Unter Geschwistern treten gegenseitige Bettelreaktionen erst mit Einsetzen selbständiger Nahrungsaufnahme auf. Eines bettelt das andere um Futter an. Es verfolgt das Geschwister unter „tschö"- oder „tschrr"-Lauten um die Beute und versucht sie ihm wegzupicken. Wenn das bettelnde Junge das Futterstück erwischt hat, so versucht das beraubte, es wieder zurückzuerlangen. Gegenseitiges Betteln und Wegzerren wechseln einander ab, bis eines von beiden Tieren schliesslich die Beute hastig verschluckt (Abb. 16). Wie dies für ältere Jungvögel (wohl schon im Hinblick auf das Balzfächern, auf das wir S. 166/167 eingehen) typisch ist, wird feinschlägig mit aufgespannten Flügeln vibriert. Der Schnabel wird zum Sperren geöffnet und es werden „tschö"- oder „tschrr"-Laute ausgestossen. Oftmals fallen einzelne Bettelkomponenten weg oder das Wegpicken von Futter erfolgt ohne jegliche Bettelerscheinungen (Abb. 16). Werden mehrere Geschwister beisammen gehalten, so können sich individuell verschiedene Futterbeziehungen entwickeln, die über längere Zeit bestehen bleiben. Daraus kann auf eine Art Rangordnung innerhalb der Gruppe rückgeschlossen werden. Als stärkster und selbständigster wird ein Jungvogel angesehen, wenn er seine Geschwister selten oder nie um Futter anbettelt, sondern es ihnen unaufgefordert wegpickt. Als unterlegenster gilt derjenige, der seine Geschwister oftmals ansperrt, aber dennoch nicht vermag, des Futters habhaft zu werden.

Gruppe a besteht im September aus Weiss, Orange, Grün und Blau. Weiss pickt seinen Geschwistern ohne jegliches Ansperren das Futter weg. Orange sperrt die andern nicht an, versucht nur jeweils, das Futter zurückzubekommen, welches ihm weggeschnappt wird. Grün sperrt die andern mitunter an und versucht ihnen wegzupicken, was ihm jedoch nicht oft gelingt. Blau bettelt sehr häufig die andern an, erwischt das Futter aber fast nie.

Ob dieser Verhaltensweise nur in Gefangenschaft solche Bedeutung zukommt infolge einer künstlichen Assoziation, oder ob im Freiland ein fliessender Uebergang zwischen der geschwisterlichen



Abb. 16.
*a*) und *b*) Selbständige Jungvögel betteln sich gegenseitig um Mehlwürmer an (Gr. *a*).

und sozialen Kontaktnahme besteht, ist nach bisherigen Befunden nicht zu entscheiden.

Nur sehr selten lässt sich beobachten, dass die Bettelreaktion eines Geschwisters den Füttertrieb des andern erweckt. Wir werden später noch darauf zurückkommen.

### 2. *Der selbständige Nahrungserwerb.*

Der Entwicklungsgang zum selbständigen Nahrungserwerb kann in zwei Zeitabschnitte aufgeteilt werden. In einer ersten

Phase wird zwar nach allem möglichen gepickt, aber noch keine Nahrung aufgenommen. Wir wollen dieses neugierige Untersuchen der Umgebung mit Erkundungspicken bezeichnen (nach Morse-Nice 1943 exploratory pecking). Eine zweite Phase wird dadurch eingeleitet, dass alle Bewegungsweisen, die den Jungvogel zu selbständiger Nahrungsaufnahme befähigen, herangereift sind und nur noch durch Lernvorgänge und durch zunehmende Flugfähigkeit verbessert werden.

a) *Erste Phase: Erkundungspicken.*

Erste Pickbewegungen werden frühestens einen Tag vor dem Ausfliegen am 10., meist erst am 11. Tag registriert. Der Schnabel hat zu diesem Zeitpunkt $^3/_4$ seiner Adultlänge erreicht (Abb. 3, Fig. 4).

Wie bei andern kurz im Nest verweilenden Passeres tritt die Pickbewegung hier früh auf, so bei der Singammer (Morse-Nice 1943) am 12. Tag, beim Gartenrotschwanz (Morse-Nice) am 13. Tag, bei der Amsel (Messmer 1956) am 13. Tag kurz vor oder nach Verlassen des Nestes. Im Gegensatz dazu picken Arten mit langer Nestdauer erst spät: Rauchschwalbe (Heinroth 1929) mit 21 Tagen, Star (Holzapfel 1939) mit 19 Tagen, ebenfalls zum Zeitpunkt, wo das Nest verlassen wird. Dafür ist bei diesen die Periode von den ersten Pickbewegungen bis zur erfolgreichen selbständigen Nahrungsaufnahme kürzer als bei erstgenannten.

Die ersten Pickreaktionen können entweder nur in Richtung auf ein Objekt gehen oder dieses bereits berühren. Nach Beobachtungen im Freiland und in der Aufzucht sind die allerersten Pickobjekte, die vom Nest aus erreicht werden können, Nestfasern, die Schnabelspitze des Geschwisters, Punkte an nestbegrenzenden Halmen, eventuell auch ein Insekt (nur im Freiland ein einziges Mal wahrgenommen). Die Mehrzahl der Pickbewegungen ist von Anfang an auf ein Ziel gerichtet und zielsicher. Dass erste Pickbewegungen auch in die Luft gemacht werden (vgl. dazu auch Holzapfel 1939 und 1956), lässt darauf schliessen, dass die Motorik der Instinkthandlung vor dem AAM ausgereift ist. Hie und da picken Ausgeflogene neben das Ziel, besonders, wenn mehrere hintereinanderfolgende Pickbewegungen demselben Objekt gelten. Dieses Verhalten kann aber noch bei ältern Jungen vorkommen. Wir können daher Zielsicherheit als eine angeborene Fähigkeit

annehmen. Es kann auch an Orte gepickt werden, wo für das menschliche Auge keine hervorstechenden Merkmale zu sehen sind. Möglicherweise gilt hier dasselbe wie für Pickbewegungen in die Luft. Denkbar wäre aber auch, dass dieses Picken der Kenntnisnahme von Umgebungsstruktur und -beschaffenheit dient. Erste Pickbewegungen treten auf, wenn keine sperrauslösenden Reize vorhanden sind, öfters gleich wie erste Entspannungsbewegungen nach einer Sperrbewegung, auf die keine Fütterung erfolgt. Dass die ersten Pickbewegungen ausschliesslich spielerischen Charakter hätten und noch gar nicht dem Bedürfnis von Nahrungsaufnahme entsprächen, ist als fraglich zu betrachten, da zur Hauptsache in halbwegs hungrigem Zustand gepickt wird, wenn Sperreaktionen bereits wieder ausgelöst werden können. Dieser Befund deckt sich nicht ganz mit dem von Lorenz (1935) für die Dohle, Holzapfel (1939) für den Star und Marler (1956) für den Buchfink. Diese Vögel sollen vorwiegend dann die ersten Pickbewegungen zeigen, wenn sie fast gänzlich satt sind. Für den Teichrohrsänger gilt, dass in sattem Zustand, d. h. wenn keine Reize Sperren bewirken können, sehr selten gepickt wird. Nach der Fütterung schlafen die Jungen meist gleich ein. In stark hungrigem Zustand ist die Reizschwelle so niedrig, dass die geringste Bewegung als Sperreiz registriert wird. Dadurch werden Pickbewegungen unterdrückt (siehe auch S. 134). Nach allgemeinen und zahlenmässig nicht belegten Beobachtungen kommen Pickbewegungen am Ausflugstag relativ häufig vor, kurz danach seltener und wieder zunehmend in den folgenden Tagen. Um den 20. Tag ist die höchste Intensität des Erkundens erreicht. Während die ersten Pickbewegungen aus der momentanen Ruhestellung heraus stattfinden, wird gegen den 20. Tag Pickbares vermehrt gesucht. Mit zunehmender Geschicklichkeit im Hüpfen vergrössert sich der Aktionsradius, und dadurch treten weitere und neue Objekte auf. Bevorzugt werden Fasern, Fäden, Schilfblattspitzen, abstehende Federn, Zehen, Schnabelspitzen, Markierungsringe, Futterkrümel, sich bewegende kleine Objekte. Auslösende Reize besitzen also folgende Eigenschaften, die aber nicht alle gleichzeitig vertreten sein müssen: längliche, faserförmige Gestalt, abstehend, kontrastreich, beweglich. Während bei den ersten Pickbewegungen das Objekt nur berührt wird, wird es später zwischen die Schnabelspitzen geklemmt und zerdrückt. Fasern und Fäden werden

knappernd durch den Schnabel gezogen oder es wird daran gezerrt. Grössere Strecken der Sitzstange oder der Halmen werden beknappert: der Schnabel wird mehrmals über dem Objekt geöffnet, ohne dass jeweils eine neue Pickbewegung erfolgt. Erstmals gesehen wird diese Bewegungsweise am 13. und 14. Tag. Ein spechtartiges Picken, gekennzeichnet durch schnell aufeinanderfolgende kräftige Bewegungen, wurde erst bei ältern Jungvögeln beachtet. Möglicherweise dient diese Reaktion im Freiland zur Aufnahme von mehreren festsitzenden Insekten (Bsp. Blattläuse). Auch nach Einsetzen erfolgreicher Nahrungsaufnahme wird die Umgebung weiterhin erforscht, vorwiegend neu in den Käfig gebrachte Objekte.

b) *Zweite Phase: Beginn selbständiger Nahrungsaufnahme.*

Teichrohrsänger sind ausgesprochene Insektenfresser. Brown und Davies geben als Nahrung an: *Tineidae*, *Nymphalidae*, *Tipulidae*, *Culicidae*, *Syrphidae*, *Tettigonidae*, Vertreter der *Coleoptera*, Wasserschnecken, vermutlich *Limneidae* und *Succineidae*. Nach eigenen Beobachtungen kommen *Aphididae* hinzu. Bei Adultvögeln ist die Nahrungssuche nicht auf den Schilfgürtel beschränkt. Auch in angrenzenden Büschen und Wiesen werden Insekten gefangen. Da es im Freiland nicht möglich ist, den schrittweisen Vorgang des selbständigen Nahrungserwerbs zu verfolgen, müssen wir uns auf Beobachtungen und Versuche in der Aufzucht beschränken. Die Herstellung einer naturgemässen Situation, wo Insekten aller Grössen, Farben und Fortbewegungsweisen, fliegende, kriechende und still sitzende über den ganzen Bereich verteilt vorkommen, ist uns nicht möglich. Von den bei Aufzuchtsvögeln gewonnenen Resultaten kann daher nur bedingt auf die Freilandverhältnisse geschlossen werden. Als Insektennahrung stehen hier vor allem *Musca domestica* als Vertreter für fliegende Insekten, *Tenebrio molitor* L. als Vertreter für kriechende zur Verfügung, in einzelnen Fällen ferner Larven von *Tettigonidae* und *Aphididae*, ausserdem stets Weichfutter.

Reaktionen auf Fliegen (*Musca domestica*):

Fliegen werden schon am 11. Tag vom Nest oder Ruheplatz aus bei dem Hungergrad, bei dem auch am ehesten Pickbewegungen stattfinden, beachtet. Mit dem Schnabel wird ihrem Flug nachge-

fahren, wenn sie sich in einer Entfernung von weniger als ca. 30 cm bewegen. Im Freiland schnappte ein Nestling von Nest K bereits am 11. Tag in Richtung einer Fliege, in der Aufzucht Hellrot 5 erstmals vereinzelt Ende 13.Tag, Grün 7, Grün 3 und Weiss 3 am 14.Tag, Schwarz 7, Weiss und Blau am 15.Tag. Bei den ersten Fangversuchen entflieht das Insekt entweder vor der Schnapp- oder Pickbewegung oder aus dem Schnabel wieder. Daraus ziehen wir den Schluss, dass die Fähigkeit, die Nahrung zu zerdrücken und in den Schnabel zurückzuschleudern, noch nicht herangereift ist. Erfolgreicher Fang fliegender Insekten ist ausserdem von der Entwicklung lokomotorischer Bewegungsweisen abhängig. Dass aber nicht nur Reifungsprozesse eine Rolle spielen, sondern auch Uebung, zeigen Individuen, die erst in ausgewachsenem Zustand Fliegen vorgesetzt bekommen und sie bei den ersten Fangversuchen oft verfehlen.

Geschluckt werden gefangene Insekten erstmals von Schwarz 7 am 16. Tag, Lila und Hellrot 5, Weiss und Blau b am 17. Tag, Grün 7 am 18. Tag, also 2-4 Tage nach den ersten Fangversuchen. Erste Fliegenfänge erfolgen wie erstes Erkundungspicken vom Ruheplatz aus. Zwischen dem 16. und 18. Tag beginnen einige Vögel bereits den Fliegen nachzuhüpfen. Nicht alle zeigen gleichermassen Interesse. Hierin zeigen sich individuelle Unterschiede, die nicht in jedem Fall körperlich bedingt sind.

B e i s p i e l e : Schwarz 7 ist in den ersten Tagen der bedeutend aktivere Fliegenfänger, obwohl weniger gut entwickelt als sein Geschwister Grün.

In der Gruppe a ist am 17. Tag Grün der einzige, der während der Beobachtungsstunde Fliegen erfolgreich fängt und ihnen bereits nachhüpft. Gelb hüpft nur einmal einer Fliege nach, aber ohne sie zu erwischen. Weiss und Orange sind völlig unbeteiligt. Am 18. Tag fängt Grün mehrere Fliegen. Weiss hüpft einmal im Laufe einer Stunde träge einer Fliege nach. Am 19. Tag versucht sich Weiss vermehrt im Fliegenfang, lässt die Insekten aber noch oft entwischen. Gelb verfolgt nur einmal eine Fliege. Am 20. Tag ist die Reihenfolge deutlich: Grün fängt am sichersten und am meisten Fliegen. Es folgt Weiss, als dritter Gelb, der ab und zu nach einer Fliege pickt und Orange als letzter (einen Tag jünger als die Geschwister), der sich noch gar nicht darum kümmert. Der körperlichen Entwicklung nach steht Gelb an erster Stelle, dann Grün, Weiss, Orange.

Wendig jagen und in kürzester Zeit mehrere Fliegen vertilgen können die Jungvögel zwischen dem 20. und 22. Tag. Fliegen werden

meistens nur in der Schnabelspitze zerdrückt und gleich geschluckt. Seltener werden sie totgeschlagen oder -geschüttelt. Beim Jagen von fliegenden Insekten wird das Kleingefieder (wie auch beim Verjagen von Artgenossen) satt angelegt und die Körperform erscheint daher spindelförmig. Stehen Fliegen zur Verfügung, so wird andere Nahrung wenig beachtet.

Mehlkäferlarven (*Tenebrio molitor L.*) müssen aus praktischen Gründen in am Boden stehenden Schalen gehalten werden und finden daher in den ersten Tagen nach Verlassen des Nestes, in denen sich die Jungen vorwiegend am Ruheplatz oder auf dem obersten Drittel der ca. 55 cm langen künstlichen Schilfhalme aufhalten, keinerlei Beachtung, sondern erst um den 20. Tag, zum Zeitpunkt, wo mit zunehmender Wendigkeit im Hüpfen der ganze Käfig nach Pickobjekten untersucht wird. Es wäre daher denkbar, dass im Freiland Raupen und andere kriechende Insekten, wenn sie in Reichweite sind, schon viel früher bemerkt werden. Bevor die Mehlwürmer selbst aufgenommen werden, wird häufig erst der Rand des Gefässes bepickt oder beknappert. In Gruppe e wird erstmals am 20. Tag, in 7 am 22. Tag, in 1 am 23. Tag, in 5 am 24. Tag ein Wurm gepickt. Während Blau e schon am 20. Tag vereinzelt einen Wurm frisst, Braun und Rot am 22. Tag, werden von den Geschwistern 1 am 27., von 5 am 31., von 7 am 34. Tag erstmals die Larven geschluckt. (Hingegen werden abgetötete Tiere in Gr. 7 schon am 30. Tag vertilgt.) Messmer (1956), der seinen Amseln Mehlkäferlarven vorsetzte, berichtet von einzelnen, die zwar diese bereits oftmals aufpickten, doch nicht zu verletzen vermochten, da der Schnabel noch nicht genügend stark verhornt war. Bei den jungen Teichrohrsängern mag dies auch ein Grund sein. Ausserdem scheint eine gewisse Scheu vor den stark windenden Bewegungen der Tiere eine Rolle zu spielen. Die Larven werden in diesem Fall nur ein bis zweimal aufgepickt, weggespickt und können unbeachtet einem Versteck zukriechen. Werden sie gefressen, so werden sie nicht, wie dies bei der Amsel typisch ist, mehrmals fallen gelassen und wieder aufgepickt, sondern nur einmal, meist sogleich auf die Sitzstange oder an einen Halm geschlagen und abwechslungsweise damit durchgewalkt, dann rasch um 90 Grad gedreht und kopfvoran verschluckt. Wenn der Jungvogel hungrig ist oder sich ein futterneidisches Geschwister nähert, wird die Traktierung des Wurms sehr beschleunigt und die Schlagbewegungen können

sogar gänzlich wegfallen. Schwächliche Junge schlagen die Mehlkäferlarven sehr ausgiebig und lassen sie leicht fallen. In sattem Zustand werden oft noch weitere Würmer aus dem Gefäss gepickt und wieder fallen gelassen. Diese Tätigkeit trägt spielerischen Charakter. Nachdem die Handlungen, die den vitalen Notwendigkeiten angehören, Fressen und Putzen, erfolgt sind, spielt der Jungvogel aus Beschäftigungsdrang heraus noch weiter Beutepacken und -schlagen (vgl. dazu MEYER 1956). Mehlkäferlarven regen am meisten zum gegenseitigen Wegbetteln an.

Weichfutter wird, wie Mehlkäferlarven in einem Gefäss am Boden stehend, erst um den 20. Tag herum beachtet. Vorangehend wird erst das Futtergefäss bepickt. Von diesem Moment an kann es noch bis zu zwei Tagen gehen, bis das Futter im Gefäss als etwas Geniessbares erkannt und aufgepickt wird. Dies ist das Resultat von Lernprozessen, denen eine maximale Aktivität des Erkundungspickens zu Grunde liegt. Meistens wird dann sogleich sehr ausgiebig von dem Futter gefressen, sodass vom Zeitpunkt erstmaliger selbständiger Aufnahme von Weichfutter die Jungen sich selbst überlassen werden können.

Beispiele: Grünlinks k inspiziert das Futtergefäss erstmals am 20. Tag, pickt Futter erstmals am 22. Tag, ebenso Grünrechts. Geschwister 7 fressen erstmals am 21. Tag aus der Futterschale, Rot und Braun *e* ebenfalls, indessen ihre Geschwister Blau und Gelb erst am 22. Tag.

Bei Gruppe a wurde, obwohl das Futtergefäss noch nicht entdeckt worden war, vom 22. Tag an nicht mehr mit der Pinzette gefüttert, was vermutlich die Aktivität des Erkundens noch steigerte, und die Jungen begannen sich sogleich erfolgreich selbst zu ernähren.

Bei Gruppe 5 wurde durch intensive Fütterung mit Fliegen die weitere Futtersuche etwas unterdrückt und daher wurde erst vom 24. Tag an Weichfutter gefressen.

Vom Käfigboden wird Weichfutter schon etwas früher aufgenommen, so von den Geschwistern 1 am 21. Tag (aus dem Gefäss am 22. Tag), von Orange 2 am 19. Tag (aus der Schale am 21. Tag).

Obwohl die Verhältnisse im Freiland etwas anders liegen, scheint der Termin, zu dem sich die Jungen erfolgreich selbständig zu ernähren beginnen, mit ebengenannten übereinzustimmen; denn nach BROWN und DAVIES stellen ja die Altvögel die Fütterungen 10 bis 14 Tage nach Verlassen des Nestes, mit andern Worten um den 22.-26. Tag ein.

Vereinzelt wird schon früher ein angetrocknetes Ameisenei oder ein Fleischkrümel von der Sitzstange oder der Käfigwand abgepickt, aber selten gefressen.

Protokolle: Schwarz 7 pickt am 14. Tag einen Krümel von der Sitzstange und frisst diesen (dies ist die früheste Notiz, dass Aufgepicktes in den Rachen zurückbefördert wird). Grün 7 pickt am 16. Tag an einer angetrockneten Ameisenpuppe auf der Sitzstange, ohne sie wegzupicken. Hellrot 5 pickt am 17. Tag einen Krümel von der Stange und lässt ihn fallen. In Käfig 7 werden am 16. Tag kleine Fleischfutterstückchen auf die Sitzstange geklebt. Schwarz pickt wiederholt an einem, aber ohne etwas aufzunehmen. Dieser Versuch wird täglich wiederholt. Erst am 20. Tag picken Schwarz und Grün winzige Krümel vom Weichfutter und nehmen diese auf. Am 21. Tag erst scheinen die das Futter als etwas Geniessbares erkannt zu haben und fressen es in grösseren Portionen von der Stange weg.

Wirkung von Attrappen: Selbständige Jungvögel behandeln, wenn sie gesättigt sind, im Spiel Schilfblätter und -blüten, Strohfasern, Schnüre und Papierstreifen gleich Beutestücken. Sie schlagen und walken sie, verfolgen einander und betteln sich darum an (vgl. hiezu Beutespiele junger Silbermöwen, Goethe 1950).

Wassertrinken: Das Wasser wird in flachen Blumentopfuntersätzen mit ca. 10-12 cm Durchmesser aufgestellt. Vor der selbständigen Wasseraufnahme bekommen die Jungen nicht zu trinken, sondern das Futter wird entsprechend verdünnt. Das Wasser wird, wie von andern Singvögeln bekannt ist, geschöpft, und bei schräg aufwärts gerichtetem Schnabel geschluckt. Erstes Wassertrinken kann, wie auch Baden, öfters schon beobachtet werden, bevor das Futtergefäss inspiziert wird, wie aus nachfolgender Abbildung ersichtlich ist. Dass das Wasser früher entdeckt wird, lässt sich so erklären, dass vermutlich angeboren ist, dieses in der Tiefe zu suchen, wie es dem Schilfbiotop entspricht. Hingegen findet der Nahrungserwerb eher in der Höhe statt. In Gefangenschaft lernen die Vögel das Futter jedoch am Boden zu suchen, wo naturgemäss Wasser ist.

Beispiele:

| Exemplar | Trinken | Baden | Fressen aus Futtergefäss |
|---|---|---|---|
| Orange 2 | 20.Tag | 18.Tag | 21.Tag |
| Grün 7 | 18.Tag | 18.Tag | 21.Tag |
| Grün 5 | 18.Tag | | 24.Tag |
| Braunweiss | 18.Tag | 17.Tag | |
| Schwarz | | 18.Tag | |
| Braun e | 18.Tag | | 21.Tag |

### 3. *Die Körperpflege.*

Das Verhalten zur Pflege und Entspannung des Körpers ist während der Nestzeit herangereift. Als einzige neue Bewegung kommt nach dem Ausfliegen das Baden hinzu. Dieses ist deshalb von besonderem Interesse, als die Bewegungsweisen dem Biotop angepasst sind.

Der Teichrohrsänger steht nicht, wie dies für Buchfink, Grasmücke, Amsel u. a. m. beschrieben wurde, ins Wasser, sondern taucht, vom Schilfhalm nach unten geneigt oder auf dem Gefässrand stehend (siehe Abb. 17) den Kopf und die Brust rasch ins Wasser ein. Bereits bei der Eintauchbewegung beginnt er, die Flügel auf dem Rücken gegen- und übereinanderzuschlagen und so das Wasser an die übrigen Körperpartien zu spritzen. Daraufhin hüpft er unter dauernder Flügelbewegung und gleichzeitigem Hin- und Herwedeln der gespreizten Steuerfedern am Schilfhalm etwas empor, um sogleich zu erneutem Eintauchen zum Wasser zurückzukehren. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrmals. Schlussendlich lässt sich der Vogel zu lang andauerndem Flügelschlagen auf der Sitzstange nieder, schüttelt oftmals kräftig das Kleingefieder und beginnt sich zu putzen, wenn er weitgehend getrocknet ist.



Abb. 17.
Badender Jungvogel;
Eintauchbewegung.

### 4. *Das Schreckverhalten.*

Ausflugsbereite Junge flüchten, statt sich zu drücken, in hungrigem Zustand aus dem Nest, wie wir bereits ausgeführt haben. Eben ausgeflogene Junge im Freiland fliehen auf das Nahen eines Feindes, sind aber nach einigen Hüpfern bereits erschöpft und bleiben starr und stumm mit angelegten Federn sitzen. Wenn der Feind sich bis auf wenige Centimeter heranwagt oder sie gar ergreift, nehmen sie Schreckstellung ein (vgl. Abb. 11). Am 2. Tag

nach dem Ausfliegen sind die Jungen jedoch schon so ausdauernd, dass wir sie nicht mehr einholen können.

In Gefangenschaft gehaltene Vögel zeigen am Ausflugstag die Schreckgebärde noch nicht; erst am 13. Tag nimmt Grün 7, am 14. Tag Schwarz 7, aus dem Käfig in eine dunkle Zimmerecke geflattert, wo kein Ausweg zur Flucht ist, diese Stellung ein. Rot 6 zeigt die Reaktion am 15. Tag in seinem Käfig bei Anblick der Pflegerin in ungewohnter Kleidung. Erst nach dem 20. Tag beginnen sie, wenn sich durch einsetzende selbständige Nahrungsaufnahme die Bindung zur Pflegerin löst, vor der greifenden Hand auch in gewohnter Umgebung zu flüchten.

### 5. *Das Drohen.*

Schon eben ausgeflogene Freilandvögel können aus der Schreckstellung heraus plötzlich den Kopf vorstrecken und nach dem Feind schnappen. In der Aufzucht beginnen die Jungen erst nach Erreichung der Selbständigkeit gegen die Pflegerin zu drohen. Sie flüchten schnabelklappernd. Mit Einsetzen der Jagdspiele um den 20. Tag fangen sich Geschwister untereinander an zu bedrohen. Drohsperren wird nicht oft beobachtet. Häufig wird nur die entsprechende Körperhaltung eingenommen. In ansteigender Erregung, besonders bei später auftretenden Reaktionen zur Revierverteidigung, werden Kehl- und Kopffedern gestellt. Die Jungvögel hacken nacheinander, doch berühren sich die Schnäbel hierbei nicht. Wie Sauer (1956) für die Gartengrasmücke beschreibt, richten sich auch Teichrohrsänger voreinander auf und „fechten" durch abwechslungsweises Vorstossen des Kopfes. Ernstliches Schnappen nach des andern Nacken oder Gefieder lässt sich erst bei ältern, einander unbekannten Jungvögeln feststellen. Im Herbst und Winter werden auch einander vertraute Geschwister oftmals rabiat. Schwächern werden Rücken- und Schwanzfedern ausgerissen.

### 6. *Das Jagen.*

Morse-Nice (1943) bezeichnet die Hauptform des Spiels bei der Singammer mit „Possen treiben", frolicking. Darunter versteht sie plötzliches rasches durch den Käfig Rasen oder Fliegen mit scharfen Wendungen. Diese Art Spiel kommt auch beim Teichrohrsänger

häufig vor, in Gr. 7 am 17. Tag, Gr. 5 am 18., Gr. 3 am 21. und Gr. 2 am 22. Tag erstmals. Mitunter wird durch dieses Treiben beim Geschwister Aggression erweckt. Es schnappt drohend nach dem Vorbeiflitzenden oder beginnt sogar, ihm nachzuhüpfen. Zusammen mit den Verfolgungsjagden um Futter kann diese Reaktion als Vorstufe zur spätern Revierverteidigung und symbolhaften Jagd des Geschlechtspartners angesehen werden (siehe S. 166).

## E. Die Lautäusserungen

Wir haben uns nicht die besondere Aufgabe gestellt, die Laute einer genauen Analyse daraufhin zu unterziehen, ob sie angeboren oder erlernt sind. Eine generelle Antwort auf diese Frage gibt indessen unsere Methode der parallelen Beobachtungen im Freiland und im Aufzuchtsversuch. Künstlich Aufgezogene entwickeln sie gleichermassen wie Freilebende. Handelte es sich um Lernprozesse, dann müsste sich, da alle Jungen während der Nestlingsperiode eingeholt wurden, eine Prägung in den ersten Tagen vollzogen haben, was wohl ausgeschlossen werden kann. Auch der reine Jugendgesang und Teile des Reviergesangs scheinen angeboren zu sein. Hier können allerdings Lernvorgänge einen Einfluss haben. Schon E. Howard (1910) und Brown und Davies (1949) erwähnen für den Teichrohrsänger die Nachahmungsfähigkeit artfremder Laute und Gesänge.

Unsere Aufgabe besteht darin, einen Ueberblick über die möglichen Lautäusserungen zu geben, ihr erstes Auftreten festzuhalten und ihre Entwicklung zu beschreiben. Ausser dem Balzlaut und dem Territoriumsgesang entwickeln sich alle Lauttypen in der Praejuvenilzeit. Von diesen Aeusserungen erscheinen nur der dritte Sperrlaut, Alarm-, Fluchtlaute und der reine Jugendgesang erst nach Verlassen des Nestes. Die einzelnen Laute und ihre Mischformen (siehe S. 154) werden verfolgt bis zu ihrem Verschwinden oder zu ihrem Auftreten in neuen Situationen in der Juvenilzeit und bei Adultvögeln während der Fortpflanzungsperiode.

Beziehung der Laute zur Umwelt:

Hunger-, Sperr-, Ortungs- und Schrecklaute stehen zum Elternvogel in Beziehung, umgekehrt richten sich dessen Futter-, Stimmfühlungs- und während der Jungenfürsorge geäusserte Alarm- und

Schrecklaute auf den Jungvogel. Mit Auflösung der zugehörigen Verschränkungen des Verhaltens können die Laute des Jungen eventuell geschwisterliche oder soziale Mitteilungsfunktion erhalten. Weitere Lauttypen, die zum Geschwister oder andern gleichaltrigen Artgenossen gerichtet auftreten, sind der Zusammenrücklaut, die Alarmlaute und teilweise der Erregungslaut. Zwischen Geschlechtspartnern spielen Balzlaute, ev. mit jugendgesangsartigen Lauten verflochten, Kontaktlaute (Mischlaute, die aus andere Situationen kennzeichnenden Praejuvenillauten zusammengesetzt sind) und der Territoriumsgesang die Hauptrolle. Gegen feindliche Artgenossen und artfremde Individuen gerichtet sind Flucht- und Aggressionslaute, ferner Schmerzlaute. Ohne Bezug auf die Umwelt wird von Jungvögeln der reine Jugendgesang, oft auch der Erregungslaut geäussert.

Somit besitzen ausser dem reinen Jugendgesang alle Lautäusserungen zumindest teilweise mitteilende und reaktionsauslösende Funktion.

Die Lauttypen werden in einfachsten Silben phonetisch dargestellt. -i- ist Ausdruck für hohe, -ö- oder -ä- für tiefere Töne. Kurze abgehackte Laute werden mit Fettschrift gekennzeichnet: Beispiel: “tsch**ö**“. Auf der Abb. 18 sind sie mit einem Punkt gekennzeichnet. Beispiel: „tschö̦”.

Die Entwicklung wurde vorwiegend an Aufzuchtsvögeln verfolgt. Die Aufzeichnungen der Lautäusserungen von Adultvögeln während der Fortpflanzungszeit stammen aus dem Freiland.

1. *Der erste Laut „ts***i***“ (oder auch „ps***i***“).*

Ein hohes schmatzendes „ts**i**“ in regelmässiger Folge lässt sich im Freiland vereinzelt schon am 1. Tag vernehmen bei heissem Wetter, wo die Jungen, auch wenn sie nicht gehudert werden, nicht erkalten. Bei künstlich Aufgezogenen werden erste Laute frühestens am Ende des dritten oder sogar erst am Anfang des 4. Tages wahrgenommen. Die Laute sind nur direkt am Nest hörbar. Nestlinge, die man aus der Wärme nimmt, verstummen allmählich mit zunehmendem Erkalten. Dies weist darauf hin, warum in der Aufzucht, wo die absolute Warmhaltung in den ersten Tagen ein schwierig zu lösendes Problem ist, keine Töne erzeugt werden. „Ts**i**“ drückt alle Arten von Stimmungen aus. Aus diesem Laut entwickeln sich nach und nach die für verschiedene Stimmungen

spezifischen Lauttypen. Während der Sperrbewegung werden keinerlei Laute gehört, nur vorher und nachher abklingend, bis die Jungen eingeschlafen sind. Es handelt sich also wohl unter anderm um einen Hunger-, aber sicher nicht um einen Sperrlaut. Der Schnabel wird nicht geöffnet. Ferner werden auf Berührung und Nestentnahme Laute ausgestossen. Vermutlich wirkt auch Hitze als Auslösereiz, was aber nicht experimentell nachgewiesen wurde. Im Freiland können die „tsi"-Laute dem Altvogel anzeigen, ob die Jungen hungrig sind und damit seinen Trieb zur Futterbeschaffung anregen. Möglicherweise helfen sie auch mit, die Hudertätigkeit zu regulieren.

2. *Die Sperrlaute „tsi", „tschiis" und „tschöö".*

Der erste Sperrlaut „tsi".

Am 5. Tag wird das hohe kurze „tsi" allmählich zum Sperrlaut. Lauter als in Ruhe wird es nun erst nur am Ende der Sperrbewegung, alsdann während des ganzen Sperrablaufs geäussert. Weiterhin wird es in hungrigem Zustand spontan, bei Berührung und nach erfolgter Fütterung auch bei völliger Sättigung gehört, bis die Jungen eingeschlafen sind. Der Laut wird hier zum Schlüsselreiz für den Füttertrieb des Altvogels.

Uebergang zum zweiten Sperrlaut „tschiis":

Am 7. und 8. Tag ist der Sperrlaut bei grossem Appetit bereits ein etwas tiefertönendes, nicht mehr ganz reines langgezogenes „tsii" oder „tsiis" in steter Folge. Bei kleinem Appetit und ausserhalb der Fütterung werden noch abgehackte „tsi"-Laute vernommen.

Der zweite Sperrlaut „tschiis":

Am 9. Tag geht der Laut in tiefere Tonlagen über. Neben „tschiis" (vgl. Brown „cheez") hört man auch „tschie", „tschii" und „tschee". Er hat eine Tragweite von mehreren Metern. Bei kleinem und nachlassendem Hunger kann noch unter „tsii" oder „tsi" gesperrt werden.

Der dritte Sperrlaut „tschöö":

Nach dem Ausfliegen am 11. und 12. Tag wird der Sperrlaut „tschiis" nach und nach und nicht bei allen Jungen gleichzeitig vom tieferen Ortungslaut „tschö" (siehe nachstehend) abgelöst.

Dieser wird während des Sperrens langgezogen und in gereihter Folge ausgestossen mit leicht ansteigender Tonhöhe bei intensiver Sperrerregung. Wie der Ortungslaut, so kann auch der Sperrlaut individuell verschieden hoch und verschieden artikuliert sein: einige Junge sperren statt unter „tschöö“ unter „tschöä“ oder „tsöö“. Bei kleinem Appetit klingt der Laut heiser tonlos wie „tschsch“. Dieser Sperrlaut bleibt während der letzten Abhängigkeitsperiode bestehen. Er kann danach noch beim gegenseitigen Futterbetteln unter Geschwistern auftreten.

Die Sperrlaute werden hier als einzelne hintereinander auftretende Lauttypen dargestellt. Die ersten beiden können aber auch als Vorstufen im Entwicklungsprozess des letzten Sperrlautes formuliert werden.

### 3. *Der Ortungs- und Stimmfühlungslaut „tschö“ (auch tschöd)*

Zwischen den hohen tsi-Lauten, die ausserhalb der Fütterung spontan in hungrigem Zustand oder auf Aussenreize hin ausgestossen werden können, werden am 7. Tag erstmals deutlich vereinzelt etwas tiefer tönende schmatzende „tsö“- und „tjö“-Laute unterschieden. Erste Anzeichen dazu können schon am 6. Tag wahrgenommen werden. Diese Rufe sind zu diesem Zeitpunkt bereits im Gegensatz zu den Sperrlauten auf Distanz hörbar. Sie können daher auch für den vom Nest entfernt sich aufhaltenden Altvogel als Indiz für den Hungerzustand als Auslöserreiz für die Futterbeschaffung funktionieren. Das „tjö“ tritt mehr und mehr an die Stelle der hohen „tsi“-Laute, geht in den folgenden Tagen in tiefere Tonlagen über und kann am 10. Tag ausserhalb der Fütterung in steter Folge laut werden. Am selben Tag ist erstmals das „tschö“ in seiner vollendeten Form vernehmbar, doch kommt das „tjö“ daneben noch bis zum ca. 12. Tag häufig vor. Bei grossem Hunger kann sich das „tschö“ zu „tschöi“ steigern. Die Stimme überschlägt sich gleichsam. Bei gleichaltrigen Vögeln werden deutlich individuell verschiedene Lauthöhen registriert: So ruft Grünrechts am 16. Tag auf Tonhöhe h’ oder c’, das gleichaltrige Geschwister Grünlinks auf g’; Ocker 2, 10 Tage alt auf b’, das gleichaltrige Silber 2 auf d” oder es”. Diese Tonunterschiede bleiben während der ganzen Abhängigkeitsperiode gleichermassen erhalten.

Beim eben ausgeflogenen Teichrohrsänger bekommt das kurze „tschö" die Funktion eines Ortungslautes. Der Jungvogel stösst es in hungrigem Zustand aus und zeigt damit, versteckt im Schilf sitzend, den Altvögeln seinen Standort an. Bis kurz nach dem Ausfliegen (11., 12. Tag) ist das „tschö" häufig, danach nur noch selten spontan hörbar. Freilebende Junge beginnen zu rufen, wenn sie den Altvogel in der Nähe vorbei oder auf sich zukommen sehen. Nach erfolgter Fütterung können Hungrige dem Elter unter „tschö" noch nachhüpfen. In der Aufzucht stossen die Tiere diese Töne bei Anblick der sich bewegenden Pflegerin aus. Je grösser der Appetit, desto geringere Bewegungen sind zur Auslösung notwendig und desto unspezifischere optische Reize genügen, wie wir auf S. 132 dargestellt haben. Bei Verstärkung der Reize folgen sich die Laute rascher und gehen schliesslich vom kurzen abgehackten „tschö" zum langgezogenen Sperrlaut „tschöö" über. Beim satten Vogel sind keine „tschö"-Laute auslösbar. Inwieweit Erschütterung als Reiz wirkt, kann im Freiland nicht untersucht werden. In Gefangenschaft ist die Antwort darauf schwächer als auf visuelle Reize (siehe auch S. 132).

Das „tschö" ist ferner Stimmfühlungslaut, denn bereits beim Nestling, vermehrt beim eben ausgeflogenen Vogel kann es durch in der Nähe geäusserte Laute des Altvogels ausgelöst werden, durch einzelne Gesangslaute, durch „tschrr" (siehe S. 152/153) und durch den Lokalisations- und Stimmfühlungslaut, der beim Altvogel mit dem Ausfliegen der Jungen in Erscheinung tritt. Dieser Laut wird erstmals kurz vor (Nest K) oder nach dem Verlassen des Nestes (Nest G, H, J) vernommen. Er tönt ähnlich wie der Sperrlaut ausgeflogener Jungvögel (vgl. von Haartmann, der dasselbe beim Trauerfliegenschnäpper feststellte). Etwas höher als dieser, feiner und klagend anzuhören wird er in unregelmässiger Folge laut, nicht unmittelbar vor der Fütterung, sondern auf der Futter- und Jungensuche im Territorium. Bei Nest H, J und G scheint nur das Weibchen diesen Laut zu gebrauchen, während das Männchen mit dem Ausfliegen der Jungen vermehrt singt. Merkwürdigerweise finden die Eltern ihre Kinder bei Nest G und J trotz gegenseitiger Stimmfühlungsnahme nicht sogleich, wie wir auf S. 125 ausführten. Bei Nest K stossen beide Partner diesen Laut aus. Bei dieser Brut wird er nur am Ausflugstag gehört. Er scheint demnach nur solange funktionell von Wichtigkeit, bis sich die Altvögel

darauf umgestellt haben, ihre Zöglinge statt im Nest im umliegenden Gebiet zu suchen und zu finden. An den folgenden Tagen zeigen die Eltern eine bemerkenswerte Fähigkeit, ohne mit ihnen Stimmfühlung zu nehmen und ohne dass jene Laut geben, sie auch an neuen Plätzen immer wieder aufzufinden.

Auf Alarmlaute und artfremde Lautäusserungen, selbst wenn diese dem arteigenen Warnen gänzlich unähnlich sind (Bsp. menschliches Pfeifen), verstummen die Jungen augenblicklich. Die Geschwister vom Nest K nehmen untereinander, wenn sie wenige Meter voneinander entfernt sitzen, mit „tschö" oder „tschrr" mitunter Stimmfühlung, worauf eines zum andern hinhüpft. Oft sitzen sie aber stundenlang und meterweit voneinander entfernt ohne gegenseitige Kontaktnahme. Wahrscheinlich kann hier ebenso nur in hungrigem Zustand der „tschö"- Laut zum Stimmfühlungslaut werden. Bei Käfigvögeln ist die Stimmfühlungsfunktion weitgehend ausgeschlossen, denn die Jungvögel haben sich ständig im Auge. Nur in völlig ausgehungertem Zustand findet hier Stimmungsübertragung statt, ohne dass andere Aussenreize einwirken.

In den ersten Tagen selbständiger Futteraufnahme suchen die Vögel das Futter öfter unter „tschö"-Lauten auf, besonders wenn die Pflegerin sichtbar ist. Komponenten des Bettelverhaltens und Appetenzen zur selbständigen Futteraufnahme stehen miteinander im Konflikt. Dass die selbständige Nahrungsaufnahme durch Sperreize völlig blockiert werden kann, haben wir bereits erläutert. Aeltere Jungvögel lassen noch ab und zu bei Anblick der Pflegerin „tschö"-Laute hören, wenn sie kein Futter mehr haben oder dieses abgestanden ist.

### 4. *Der Erregungslaut „trr"*

Der Laut „tjö", welcher am 7. Tag erstmals auftritt, scheint nicht nur eine Vorstufe zu „tschö", sondern auch zu „trr" zu sein, der erstmals wie jener frühestens am 10., meist erst am 11. Tag in seiner fertigen Form vernehmbar ist. Dieser Schluss wird daraus gezogen, dass in Erregungszuständen, denen keine Futterappetenz zu Grunde liegt, statt „trr" zu Beginn noch „tjö" ausgestossen werden kann. Wie beim Ortunglsaut tritt „tjö" neben „trr" bis zum ca. 12. Tag noch auf. Der „trr"-Laut ist Ausdruck von leichter Furcht, Unsicherheit, ev. auch Freude. Er kann in seiner fertigen Form erstmals gehört werden, wenn die Jungen im Begriff stehen,

auszufliegen und sich flügelflatternd auf den Nestrand schwingen. In den ersten nachfolgenden Tagen versetzt jeder Hüpfer, der an einen andern Halm führt, den noch unsicheren Jungvogel in Erregung, die er mit „trr" oder „tjö" zum Ausdruck bringt. Der Laut ist hier reiner Stimmungsausdruck ohne mitteilende Funktion. Neben allgemeiner Erregung kennzeichnet er leichte Fluchtstimmung und trägt auch Stimmfühlungscharakter: ältere Jungvögel rücken mitunter unter leisem „trr" zusammen. In zu „trrö" abgewandelter Form wird er von ausgewachsenen Käfiginsassen in abendlicher Unruhe vor dem Einschlafen vernommen. Ob er im Freiland eine auslösende Funktion besitzt, indem er junge Teichrohrsänger zum gemeinsamen Schlafplatz zusammenführt, ist unbekannt.

Adultvögel können mit „trr"-Lauten Nestlinge zum Sperren reizen, wenn diese auf leisere „tschrr"-Laute nicht ansprechen.

### 5. *Der Mischlaut „tschrr"*

Curio (1959) führt die Bezeichnung Mischlaute ein für den Fall, wo zwei Lauttypen eng miteinander verschränkt werden. Aus der verschmolzenen Lautform kann man auf die ihr zugrunde liegenden Stimmungsanteile rückschliessen. Am meisten hörbar ist der Mischlaut "tschrr". Ihm kommt die grösste Bedeutung zu. Zugrunde liegen einerseits Futterappetenzen, durch „tschö", andererseits Erregung, durch „trr" ausgedrückt, vor. Jenachdem, welche Stimmung vorherrscht, ändert sich der Laut nach der einen oder andern Seite hin. Wie die Grundlaute „tschö" und „trr", so ist auch „tschrr" frühestens am 10. Tag vernehmbar. Neben „tschrr" hört man „tschör", „tschrrö", „tschörö".

In halbwegs gesättigtem Zustand können auf das Nahen des Altvogels oder der Futterpinzette statt dem Sperrlaut "tschöö" "tschrr"-Laute geäussert werden. Sobald die Futterappetenzen nicht mehr so stark sind, dass sie jegliche andere Stimmungen unterdrücken, macht sich eine leise Furcht oder Unsicherheit vor der Nähe des Elters oder der Pflegerin bemerkbar. Dieser Befund bezieht sich auch auf selbständige Jungvögel, die noch weiterhin mit der Pinzette gefüttert werden. Nicht nur dem Elter, auch dem Geschwister oder Geschlechtspartner gegenüber kann sich dieser Triebkonflikt zeigen.

Bei Adultvögeln kommt der „tschrr"-Laut während der Fortpflanzungszeit in allen möglichen Modulationen, die sich phonetisch nicht klar abregenzen lassen, in funktionell verschiedenen Situationen vor. Daraus kann nicht mehr ohne weiteres auf die ursprünglichen Stimmungsanteile rückgeschlossen werden.

a. Besonders während der Nestbauperiode wird das Territorium stark nach aussen verteidigt. Daran nimmt in den beobachteten Fällen auch das Weibchen teil. Fremde Teichrohrsänger und Drosselrohrsänger werden durch hartklingende „tschrr"-Laute (Springer 1960 „tscherr"), die von Flügelvibration begleitet sein können (siehe auch S. 165), vertrieben oder zumindest vom Eindringen abgehalten. Besonders beim Weibchen können in ansteigender Erregung diese Laute in gereihtes sägeartig tönendes „tschötschötschö" ausarten, während das Männchen oftmals in Gesang ausbricht. Von Jungvögeln wird das harte „tschrr" ebenfalls ausgestossen, wenn bei ihnen im September erste Reaktionen zur Revierverteidigung aufkommen.

b) Wenn das Männchen dem Nistmaterial-suchenden Weibchen nachhüpft, stösst es oftmals sanfte „tschrr"-Laute aus und vibriert bei jedem Laut leicht mit den Flügeln. Umgekehrt kann das Männchen stumm folgen, hingegen das Weibchen unter Flügelbewegung diese Laute ausstossen, die in ansteigender Intensität zu „tschötschö" gereiht werden können. Diesen Lauten liegt hier wohl, wie beim Vertreiben von Rivalen, leichte Aggressionsstimmung der geschlechtlich erregten Partner, mit angriffshemmender, bzw. fluchtauslösender Funktion zu Grunde.

c) Beim Brutgeschäft und Hudern der Jungen gibt der neu ankommende dem auf dem Nest sitzenden Partner seine Ankunft oft durch sanfte „tschrr"-Laute bekannt und veranlasst diesen damit meistens, abzugehen. (Springer 1960 nennt diese Variante „scherr", Brown und Davies beschreiben sie als Konversationslaut „churr-churr"). Auch hier kann leicht aggressive Stimmung massgeblich sein.

d) Der „tschrr"-Laut hat die Funktion eines Futterlautes für Junge, die auf Erschütterung nicht ansprechen wollen.

Die Anwendung des „tschrr"-Lautes in den Situationen a — c lässt sich folgendermassen erklären: Ursprünglich entsteht er im Konflikt zwischen Erregung und Hungergefühlen beim Jungvogel und ist gegen das futtertragende Elter gerichtet. Ausgeflogene

Junge verfolgen unter solchen Lauten den Altvogel. Später tritt an dessen Stelle das Geschwister oder sonstiger Artgenosse. Bei Adultvögeln in der Fortpflanzungszeit fällt die Bedeutung des Futters teilweise weg. Es tritt Funktionswechsel ein, wie wir dies noch bei andern Fortpflanzungserscheinungen antreffen werden. Der Laut wird hier zu einem Aggressionslaut des geschlechtlich erregten Vogels.

### 6. *Das „tsi" als Einschlaflaut*

Nach der Fütterung in völlig gesättigtem Zustand werden noch hohe schmatzende „tsi"-Laute ausgestossen, ohne dass weitere Aussenreize einwirken, bis die Jungen eingeschlafen sind. Erst vom 7. Tag an lassen sie sich deutlich von andern Lauten unterscheiden. Sie kommen in dieser Form bis zwei Tage nach dem Ausfliegen vor.

### 7. *Der Zusammenrücklaut „dsidsi"*

Ein in Tonhöhe und Phonetik dem „tsi" gleichender und vor allem in seinem ersten Auftreten von diesem nicht klar unterscheidbaren Laut ist das lispelnde „dsidsi" oder „sissi", welches erstmals am 11. Tag deutlich wird. Es ist nur auf geringe Distanz hörbar. Im Nest Zurückbleibende veranlassen häufig dadurch ein eben ausgeflogenes Geschwister, wieder zurückzukehren, wie wir im Kapitel über das Ausfliegen ausführten. Ausgeflogene Jungvögel stossen „dsidsi" aus und richten den Schnabel gegen das Geschwister, das sie zum Heranrücken anlocken wollen; bereits Zusammensitzende oft, um ein einzelnes herbeizurufen oder eines, welches sie verlassen hat, zur Rückkehr zu bewegen. Der Laut wird von demjenigen geäussert, der das Geschwister bei sich haben möchte. Ist dieses dann herangekommen, so stossen unter dichtem Zusammendrängen beide Teile lispelndes „dsidsi" aus. Durch Nachahmung dieser Lautform konnte ich das isolierte Rot 6 veranlassen, herbeizukommen. Nur noch wenige cm von der Lautquelle entfernt, antwortete es mit gleichen Lauten. Das „dsi" ist in erster Linie Lockruf und entspricht in dieser Funktion nicht dem von Sauer (1954) definierten Weinen, sondern dem von Gwinner (1961) beim Weidenlaubsänger beschriebenen Wispern. Lassen dagegen Alleinsitzende oder isoliert Aufgezogene diesen Laut

hören, dann kann er ausserdem als Ausdruck von Verlassensein aufgefasst werden, und die Bezeichnung Weinen trifft hier zu. Statt reiner „dsi"-Laute werden oft Mischlaute zwischen Erregungslaut „trr" und „dsi" wahrgenommen. Nach dem 14. Tag rücken die Jungvögel meist lautlos oder unter leisen „trr"-Lauten zusammen.

Erst im September wird das „dsidsi" wieder gehört, aber ohne dass daraufhin aneinandergerückt würde. Der lautgebende Vogel sitzt wie der anschlussuchende geplustert oder mit normaler Gefiederstellung und richtet seinen Schnabel zum ankommenden oder in der Nähe sitzenden Geschwister hin. Seine Bedeutung ist uns hier nicht klar, da keinerlei Reaktionen folgen. Es könnte sich um eine reine Stimmfühlungsnahme ohne Auslöserfunktion handeln. Aehnlich wie beim Weinen von SAUERS Gartengrasmücken (1956), welches bei ältern Jungvögeln wieder in der Funktion des Nistplatzzeigens auftritt, wäre ein entsprechender Funktionswechsel des „dsi" beim Teichrohrsänger denkbar. Freilandbeobachtungen bei Adultvögeln existieren zu dieser Frage noch nicht.

## 8. *Der Schrecklaut „tschä"*

Erstes Schreckverhalten setzt in Form der Drückreaktion bereits am 7. Tag ein, wie wir bereits geschildert haben. Ebenso tritt der Schrecklaut „tschä" zu diesem Zeitpunkt auf. Der Schnabel wird hierbei wie zum Futterbetteln weit geöffnet und die Augen werden aufgerissen. Anfangs stossen Nestlinge Schrecklaute nur in dem Moment aus, wo sie ergriffen werden. Vom 9. und 10. Tag an vermögen sie anhaltend weiterzuschreien, wenn man sie längere Zeit festhält. Da sie visuell auf Gefahr reagieren, äussern sie eventuell schon bei Nahen der Hand Laute. So wie Aufzuchtsvögel Schreckgebärden erst nach dem Ausfliegen erstmals in ungewohnter Umgebung zeigen, äussern sie auch diesbezügliche Laute erst dann.

Die Schrecklaute lösen sofort Reaktionen bei den Altvögeln aus. Diese schreien ebenso in rascher Folge „tschä" und umzingeln den Feind. Oftmals geben sie Uebergangslaute zwischen dem Alarmlaut „skrrrä" und „tschä", die phonetisch mit „tschrä", „tschärä" wiedergegeben werden können. Bei Netzfängen gegriffene Teichrohrsänger schreien ebenso.

### 9. *Der Schmerzlaut "tschä"*

Dieser Laut unterscheidet sich kaum vom Schrecklaut. Er ist etwas gedehnter und tönt gepresst.

Schon am 4. Tag wird Schmerz mit hohen quietschenden Lauten zum Ausdruck gebracht. Gleichzeitig wird der Schnabel wie zum Angstschrei geöffnet.

Der Schmerzlaut wird bei unsanfter Körperberührung von Nestlingen und ausgeflogenen Vögeln gehört. Inwieweit er im Freiland Alarm- oder Schreckreaktionen der Altovögel bewirkt, ist nicht bekannt, ebenso nicht, ob er auf den Feind oder bösartigen Artgenossen einen aggressionshemmenden Einfluss hat.

### 10. *Die Alarmlaute „skrrt", „tscheck", „skrrrä"*

Wir unterscheiden dreierlei Alarmlaute:

1. „skrrt", „krrt" oder „skrrit" (nach Brown u. Davies „skurr")
2. „tscheck"
3. „skrrrä"
3. „skrrrä", „skrrrää", und zweisilbig „skrrrä-rä".

„Skrrrt" und „tscheck" zeigen geringere Alarmstimmung an als „skrrrä"; ihre Reizschwelle liegt niedriger.

Beim Jungvogel tritt als erster der Laut „skrrt" auf, der sich aus dem Erregungslaut „trr" entwickelt. Der eben ausgeflogene Vogel äussert ihn nicht, wie später, auf feindliche Bedrohung, sondern wenn er, noch ungeschickt, beim Hüpfen sein Ziel verfehlt oder ausrutscht, als gesteigerten Ausdruck seiner Erregung (von Krummbein 2 erstmals am 12. Tag gehört). Auf äussere Gefahr reagieren die Tiere erstmals um den 20. Tag mit „skrrt" (Gr. 2, 3,). Nur ein Jungvogel stösst jeweils Alarmlaute aus, während die andern stumm unter Flügelzucken und mit gespreizten Schwanzfedern herumhüpfen. Verschiedenste ungewohnte Erscheinungen erwecken die Alarmreaktionen: Hühner vor dem Fenster, ein schwarzer Milan in ca. 30 m Entfernung auf Volierendach, die greifende Hand oder ungewohnte Kleidung der Pflegerin, ein Photoapparat, Versetzen in neuen Käfig in anderer Umgebung. Der Laut „tscheck" (von Gr. 1 erstmals am 16. Tag gehört) tritt wie „skrrt" und „skrrrä" nach beginnender Zugsunruhe häufig im

Leerlauf auf, ebenso Uebergangslaute zwischen „tscheck“ und „skrrt“, die wie „tschröck“ oder „tschreck“ tönen. Das „tscheck“ kann mit dem Geräusch verglichen werden, das beim Zusammenschlagen zweier Glaskugeln entsteht.

Im Freiland schlagen die Altvögel bei Bedrohung der Nestlinge Alarm. Während der Brutzeit verhalten sie sich ruhig. Mit Schlüpfen des ersten Jungen ändert sich ihr Verhalten. Von diesem Termin an werden von einem oder beiden Geschlechtspartnern abwechslungsweise Alarmlaute ausgestossen: „skrrt“, seltener „tscheck“, häufig „skrrä“ und zweisilbige „skrrrä-rä”-Laute.

Das Männchen gibt sich öfter durch gesangsartige „tschrrk“-, „tschörk“-, „trrriö“- und ähnliche Laute zu erkennen. Die Intensität der Alarmreaktionen schwankt von Nest zu Nest etwas. In der Mehrzahl der Fälle steigert sich erst am Ausflugstag das Alarm- zum Schreckverhalten, auch ohne dass die Jungen schreien. Bei zwei Nestern jedoch reagierten die Eltern schon am 4. Tag mit Schrecklauten, wenn man die Jungen aus dem Nest nahm. Dass die Alarmlaute erst vom 7. Tag an eine funktionelle Bedeutung bekommen und damit eine Verhaltensverschränkung zwischen Alt- und Jungvogel zustandekommt, haben wir bereits besprochen. Diese Beziehung hält bis weit über den Zeitpunkt des Nestverlassens an. Leider sind hiezu nur spärliche Beobachtungen vorhanden.

Beispiel: Bei den Jungen von Nest 28 warnen die Alten noch am 18. Tag, am 22. Tag gibt eines der Jungen „skrrt“ bei Nahen des Beobachters. Die Altvögel sind nicht zu hören, obwohl die Jungen noch dauernd gefüttert werden. Am 25. Tag gibt eines der Jungen einen „skrrrä“-Laut. Von den Altvögeln hört man nichts. In drei andern Territorien mit Jungen von 18-21 Tagen, 20 Tagen und 22 Tagen geben noch die Altvögel, die Futter für die Jungen im Schnabel tragen, Alarmlaute. Die Jungen verhalten sich stumm.

### 11. *Angriffs- und Fluchtlaute „tjök“, „tix“ und „huit“*

Das „tjök“ hat einen reinen hohen pfeifenden Ton. Es erklingt einzeln oder mehrere Laute folgen sich in kurzen Abständen. Es wird erstmals auf der Flucht vor der Hand der Pflegerin geäussert (Schwarz 7 am 23. Tag, Weiss 3 am 25. Tag). Ferner hört man es auf Jagden unter Artgenossen. Im Konflikt zwischen Futterappetenz und Flucht können Mischlaute zwischen „tschö“ und „tjök“ auftreten.

Das „tix“ oder „tjik“ ist eine Steigerungsform. Höher im Ton als jenes, wird es auch nur einzeln und nie in Folgen ausgestossen (Brown u. Davies stellen diesen Laut bei Adultvögeln fest). Beide Laute kennzeichnen aggressive Stimmung. Sie besitzen angriffshemmende und fluchtauslösende Funktion.

Auf Eindringen eines Feindes oder Rivalen ins Territorium stösst das Männchen mitunter „tix“-Laute aus oder leitet damit eine Gesangsstrophe ein.

Der „huit“ Laut, ebenfalls hoch und pfeifend, hat eine ähnliche Bedeutung. Er wird vor allem in Konfliktsituationen zwischen Angriff und Flucht, die durch die Hasstellung (Marler 1956) zum Ausdruck kommt, verwendet.

### 12. *Der Jugendgesang*

Kurze „tjö“- und „ti“-Laute, gedehntere „tiö“- „tiör“ und „tiööö“-Laute in unregelmässig rhythmischer Aufeinanderfolge und verschiedenen Tonhöhen charakterisieren den Jugendgesang. Einzelne Motive lassen sich nicht abgrenzen. Möglicherweise entstehen die Töne aus der Vorstufe von Ortungs- und Erregungslaut, den „tjö“-Lauten. Erster Gesang wird schon bald nach dem Ausfliegen in Ruhestimmung und gesättigtem Zustand geäussert. Der Schnabel wird hierbei nicht geöffnet.

Jugendgesang wird erstmals gehört in Gr. 3 am 13. Tag
von grün 7 am 14. Tag
von schwarz 7 am 16. Tag
von rot 6 am 22. Tag.

In der Zeit kurz vor einsetzender herbstlicher Zugsunruhe ist die Singfreudigkeit erhöht. Die Vögel singen ausdauernder, oft sehr laut mit geöffnetem Schnabel und können dabei auch umherhüpfen. Der Gesang ist reichhaltiger. Offenbar unterliegt der Gesang Reifungsprozessen, die sich über mehrere Wochen erstrecken (vgl. dazu Sauer 1954, Dorngrasmücke). Einzelne Fakten zu diesem Problem sind nicht vorhanden. Aus der Gesangstimmung kann der Jungvogel unvermittelt in Balzstimmung geraten, einen Begattungsversuch unternehmen oder Reaktionen zur Revierverteidigung zeigen.

Ein nicht singendes Geschwister zeigt häufig aggressives Verhalten gegen das singende. Mit einsetzender Zugsunruhe setzt der

Gesang nur allmählich aus. Noch Anfang Oktober hörte ich Schwarz 7, Grün 7, Rot 6 und Hellrot 5 ab und zu singen. Sie zeigten alle seit Ende September Unruheerscheinungen.

### 13. *Der Balzlaut „gsi“ (nach Brown „stic“)*

Der Balzlaut ist so hoch wie der erste Sperrlaut und wird in einer Folge von dünnen, durchdringenden, kaum artikulierten Einzellauten durch den geöffneten Schnabel ausgestossen. Er ähnelt etwas dem Zusammenrücklaut und lässt sich möglicherweise von diesem herleiten. Wie beim Jungvogel, der das Geschwister zum Heranrücken ruft, hat der Laut hier die Funktion, das Weibchen herbeizulocken, allerdings nicht zum zusammenrücken, sondern zur Begattung. Obwohl die Flügelflatterbalz schon vereinzelt in der Praejuvenilzeit gesehen wird, hört man hiezu noch keine Balzlaute. Erst in der vorzeitigen Fortpflanzungsperiode im September tritt diese Lautform auf. Nicht nur reine Balz-, auch Jugendgesangslaute können die Balzgebärden begleiten. Hohe „gsi“-Laute können mit jugendgesangartigen Lauten verflochten vorgetragen werden. Wir konnten diesen Laut nur bei Männchen hören, bei Grün 7 am 22. Sept. am 39. Tag zwischen Jugendgesangslauten, am folgenden Tag in reiner Form; von Hellrot 5 am 25. Sept. am 47. Tag. Troubadour äussert am 44. Tag erstmals statt Sperrlauten „gsi“ vor der hingehaltenen Futterpinzette und balzt dazu, ebenso am 45. und 55. Tag. Oftmals wird lautlos gebalzt. Diese Angaben stimmen auch für Adultvögel. (Männchen von Nest D balzt unter reinen „gsi“-Lauten während der Beobachtungszeit, ein anderes unter jugendgesangsartigen Lauten, ebenso Weiss 3, am 21. Mai beobachtet).

Abb. 18 zeigt einen schematischen Ueberblick der Lautentwicklung.

### 14. *Einige Bemerkungen zum Territoriumsgesang*

Wie von Brown und Davies geschildert wird, singt das Männchen, das sein Revier bezogen hat, von der Höhe bestimmter Schilfhalme, den sogenannten „Singwarten“ (Springer 1960) während des grössten Teils des Tages und sogar eines Teils der Nacht. Sobald das Männchen verpaart ist, lässt es nur noch sporadisch kurze Strophen in der Nestnähe hören oder um das Terri-

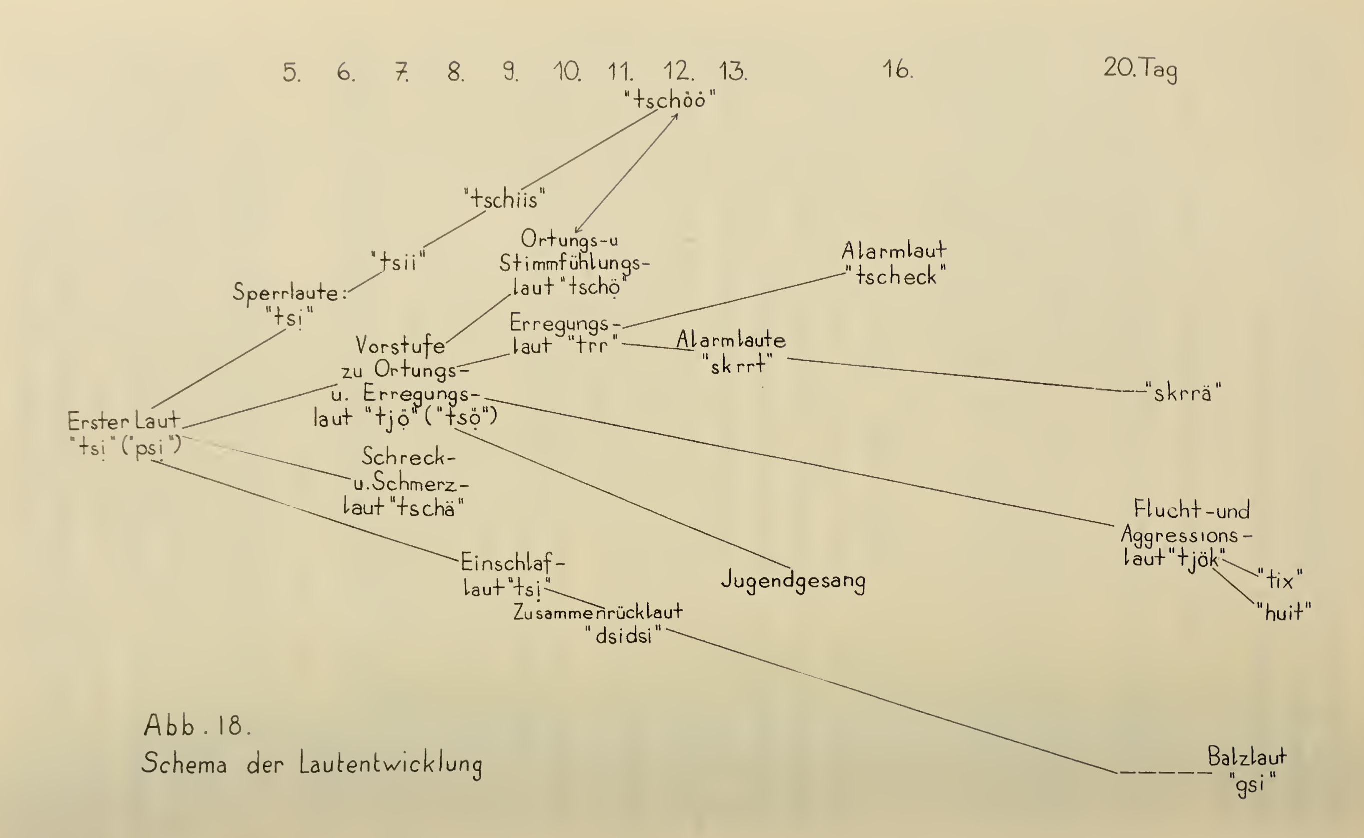



Abb. 18.
Schema der Lautentwicklung

torium gegen einen Eindringling zu verteidigen. Der Territoriumsgesang ist ebenso schwer wie der Jugendgesang in Silben ausdrückbar. Folgende Grundphrase lässt sich nach Brown und Davies aufstellen: (englisch) „churr-churr-chirruc-chirruc-churr".

Nach Peterson lautet die Grundphrase: „tschirrak-tschirrak, djäg-djäg".

Auch selbst versuchte ich Bruchstücke von Reviergesang festzuhalten.

Beispiel: unverpaartes Männchen am 26. Mai 1959:
„trö trö türrü trrö trrö trrö türrü trrö tjö",
„tjö tjö tjö jöti jöti trrr trr huit huit huit törrö",
„drö didi drö trö trö didi".

Der Unterschied zum Jugendgesang liegt darin, dass ein bis zwei Silben oftmals zwei- und mehrmals wiederholt werden. Während beim Jugendgesang die einzelnen Laute ineinander überfliessen, tönen die Strophen des Reviergesangs abgehackt. Die Silben „trrrö" und „türrü" fehlen dem Jugendgesang. Beim überwinterten Rot 6 treten Anfang Mai, nach Beendung der Frühlingsvollmauser deutlich Anzeichen von territorialem Gesang auf. In jugendgesangartige Strophen werden mitunter abgehackte „trrö"-Laute eingeflochten. Daraus schliessen wir, dass zumindest Teile des Reviergesanges angeboren sind.

Sowohl in den Jugendgesang wie in den Reviergesang können Aggressionslaute wie „tjök", „tix" und „huit", auch Alarmlaute eingeschoben werden.

### 15. *Der Gesang des Weibchens*

Bei künstlich aufgezogenen Jungvögeln produzierten Weibchen überhaupt keine Gesangslaute. (Fünf nach diesem Merkmal durch Sektion nachgeprüfte Geschlechtsbestimmungen von Jungvögeln erwiesen sich als richtig). Brown und Davies weisen auf Fälle hin, wo Weibchen kurze Gesangsstrophen am Nest äussern. Selbst hörte ich nur ein Weibchen (Nest D), welches sein Männchen verloren hatte, gleichsam dessen Funktion mitübernehmend, singen. So wie den Gesang des Männchens löste ein fremder, in Nestnähe vorbeihüpfender oder singender Teichrohrsänger bei diesem Weibchen einförmige Gesangslaute aus, die aus einer Reihe von „tiö"-, „tö"- und „hui"-Lauten bestanden. Mitunter kehrte es von der Futtersuche unter solchen Lauten zum Nest zurück.

## F. Fortpflanzungsverhalten

Die Beobachtungen zu diesem Kapitel stammen hauptsächlich von Aufzuchtvögeln aus dem Jahr 1959 und wurden Anfang Oktober abgeschlossen.

Verhaltensweisen, die im Dienste der Fortpflanzung stehen, treten vereinzelt schon in der Praejuvenilzeit (erste vier Wochen), grösstenteils erst in der Juvenilzeit auf und werden im September besonders häufig und prägnant. Mit Einsetzen der Zugsunruhe klingen sie nur allmählich ab.

Noch unreif, kommen die Handlungen Revierverteidigung, Nestbau, Flügelflatterbalz, Begattung und Brutpflege unvollständig und unzusammenhängend vor. Die Endhandlung bleibt aus. Spezifische Auslöser fehlen meist. Reaktionsauslösend ist allein die Anwesenheit eines Artgenossen. Es kommt oft nicht zu Verhaltensverschränkungen, da die Antworthandlung im Partner ausbleibt. Häufig findet keine Stimmungsübertragung statt. Für den spielerischen Charakter dieser ersten Fortpflanzungssymptome spricht, dass einzelne Bewegungen (bes. Nestbau) mehrmals wiederholt werden können, dass die Stimmung, meist in gesättigtem Zustand, unvermittelt auftritt und wieder abbricht, dass Bewegungsweisen zur Fortpflanzung mit solchen aus anderen Funktionskreisen vereint auftreten können (Merkmale des Spiels: Eibl, zusammengestellt von Meyer-Holzapfel 1956).

Nach Sauer entwickelt sich die Vorbalz, die „symbolhafte" Jagd der Geschlechtspartner aus den Jagdspielen der Jungen. Messmer schreibt dasselbe für die Amsel. Die Flügelbewegung während der Balz wird von der Bettelbewegung abgeleitet. Auch bei unserer Art erweist sich deutlich, dass Erscheinungen der Fortpflanzung aus funktionell andersartigen Reaktionen hervorgehen. Nach eigenen Beobachtungen zeigt es sich, dass sich auch der Aufsprung zur Begattung und die Nestbaubewegungen durch Funktionswechsel aus zur Postembryonalzeit vorkommenden Bewegungsweisen ableiten lassen. Der Uebergang kann fliessend erfolgen. Daher ist mitunter keine klare Bestimmung der Funktion möglich.

Wir charakterisieren jeweils zunächst die Verhaltensweise der Altvögel, da nur von diesem funktionellen Ganzen her die jugendlichen Teilphämomene verstanden werden können.

1. *Die Revierverteidigung*

Nach BROWN und DAVIES und SPRINGER streifen die im Frühjahr zuerst ankommenden Männchen vorab einige Tage durch das Gebiet und grenzen sich dann erst ein Territorium ab. Dessen Grösse beträgt nach BROWN ca. 250 $m^2$ im Durchschnitt, kann aber nach eigenen Beobachtungen bedeutend kleiner sein.

Dies kommt vermutlich daher, dass der Schilfgürtel am Sempachersee an den meisten Stellen schmal ist, während die von BROWN beobachteten Vögel in breiteren Schilffeldern leben.

Wenn die Weibchen einige Tage später eingetroffen sind, nehmen nach eigenen und SPRINGERS Beobachtungen beide Partner an der Verteidigung des Territoriums teil. Eindringende Teich- und Drosselrohrsänger (nach HOWARD 1910 und SPRINGER 1960 auch Schilfrohrsänger), werden unter Schnabelgeklapper oder unter harten „tschrr“-Lauten vertrieben. Oftmals stellen sich die Vögel an der Reviergrenze frontal gegen die Eindringlinge auf, vibrieren mit den Flügeln und stossen harte „tschrr“-Laute aus. Nach SPRINGER verhalten sie sich gegen andere im Schilf lebende Arten indifferent. Während der Nestbauphase wird das Territorium noch stark verteidigt. Hernach richten sich Angriffe nur noch gegen in Nestnähe vorstossende Rivalen.

Bei Jungvögeln sind erste derartige Reaktionen nur schwer von funktionslosen Jagdspielen abzugrenzen. Möglicherweise lässt sich das Bedrohen und Verjagen eines neu in den Käfig hinzugesetzten Artgenossen als Revierverteidigung auffassen.

So entstehen bedrohliche Jagden, wie der 23-tägige Schwarz 2 zur Grünlinks 1, 38 Tage alt und seit dem 25. Tag allein im Käfig, gesetzt wird. Wie Hellrot 5 am 40. Tag zu den Geschwistern 7, 35 Tage alt, kommt, wird es von Grün 7 vertrieben. Dieser zeigt mitunter die bei Adultvögeln beobachtete Gebärde des erregten Flügelvibrierens unter Ausstossen harter „tschrr“-Laute.

Unter Geschwistern entstehen im September oftmals Feindlichkeiten, bei denen es deutlich um die Behauptung eines bestimmten Gebietes, meist der Sitzstangen geht. Auch diese Reaktionen können als Beginn von territorialer Stimmung gedeutet werden. Sie treten völlig unvermittelt auf. Ein Geschwister, das noch eben friedlich neben dem anderen ruht, kann im nächsten Augenblick diesem den Platz streitig machen. Die Aggressionen dauern einige

Minuten und enden so plötzlich, wie sie begonnen haben. Wie bereits auf Seiten 155/156 erwähnt wird, besteht die Annahme, dass die Bewegungsweisen zur Territoriumsverteidigung durch Funktionswechsel von der Reaktion, dem Altvogel, bzw. dem Geschwister um Futter nachzuhüpfen und anzubetteln, ableitbar sind.

### 2. *Symbolhafte Jagd des Geschlechtspartners*

Nachdem ein Weibchen im Revier des Männchens angekommen ist, beginnt ihm das Männchen von Halm zu Halm zu folgen. Diese symbolhafte Jagd wird beim Teichrohrsänger nie zur eigentlichen Aggression oder Flucht, wie dies bei anderen Singvögeln beobachtet wird: Fitis (MAY zit. in BROWN), Singammer (MORSE-NICE 1943), Rotkehlchen (LACK 1939). Das Männchen zeigt dieses Verhalten bis zum Ende der Nestbauzeit. Bei Jungvögeln kann diese Reaktion nicht festgestellt werden.

Wie die Revierverteidigung, entwickelt sich auch die symbolhafte Jagd aus Verfolgungen um Futter.

### 3. *Das Balzverhalten*

Balzflüge, wie sie etwa beim Schilf- oder Drosselrohrsänger (KLUYVER 1955) vor Nestbaubeginn gesehen werden, sind beim Teichrohrsänger nicht bekannt. Hingegen beginnt der männliche Teichrohrsänger, wie auch der Drosselrohrsänger, nachdem das Weibchen mit dem Nest begonnen hat, mit der Flügelflatterbalz. Während das Weibchen baut, sitzt das Männchen mitunter auf einem Schilfhalm und vibriert mit den Flügeln. Nach BROWN und SPRINGER ist die Intensität der Balzbewegung individuell verschieden, erreicht normalerweise ein oder zwei Tage vor dem Legen des ersten Eis (Tag der Begattung) ihr Maximum. Nach dem Legen des dritten Eis wird nicht mehr gebalzt. Eigene ausführliche Beobachtungen bei Nest D zwei Tage vor dem Legen des 1. Eis geben noch ein etwas genaueres Bild der Situation:

Dieses Männchen bevorzugt zur Balz zwei freigelegene Plätze ca. 40 cm über dem Wasserspiegel, unter Nesthöhe und von diesem ca. 2 m entfernt. Das Weibchen scheint sich um das Gebaren des Männchens nicht zu kümmern, während es am Nest baut. Das Balzgeflatter des Männchens wird durch öfters eindringende fremde Teichrohrsänger oder durch das Weibchen, welches das Nest verlässt, jeweils abgebrochen. Das

Männchen folgt dem Weibchen bei jedem Abgang vom Nest, im Abstand von 0,50 bis 1,50 m nach. Es nähert sich diesem nie mehr als auf ca. 50 cm. Bei jedem Halt an einem Schilfhalm vibriert es auch leicht mit den Flügeln. Auf seinen bevorzugten Plätzen steht das Männchen, bald zum Nest zugewendet, bald lateral, bald mit dem Rücken dazu. Es wendet während der Flatterbewegung dauernd den Kopf hin und her, verändert seine Stellung oft, hüpft zuweilen auch flatternd hin und her. Die Flügel werden bald nur in vibrierenden Schlägen angeklappt, bald weit aufgespannt. Die Bewegung kann asynchron sein. Bei schwacher Flügelbewegung steht das Männchen in normal aufrechter Stellung, bei stärkerer mit gesenkten Läufen und beinahe horizontal geneigtem Körper. Der Schwanz steht in gerader Körperverlängerung und wird nicht gespreizt. Die Kopffedern werden satt angelegt. Beim Ausstossen des Balzlautes wird der Schnabel wie zum Sperren geöffnet.

Von den Jungvögeln balzt Grün 7 erstmals deutlich am 17. Tag. Ausser diesem einzelnen Fall werden Balzerscheinungen erst im September wahrgenommen. Hellrot 5 balzt noch einmal am 2. Oktober, obwohl er bereits seit dem 23. September Unruheerscheinungen zeigt. Balzstimmung tritt plötzlich für einige Sekunden auf und wechselt ebenso rasch wieder in andere Stimmungen über. Ausser Grün 7, 50 Tage alt, und Troubadour, 54 Tage alt, die am 24. September aus der Balzstimmung heraus einen Begattungsversuch unternehmen, tritt dieses Verhalten nie im Zusammenhang mit anderen Fortpflanzungserscheinungen auf. Geschwister kümmern sich nicht um ein balzendes. Dass das Balzspiel, wie Sauer (1956) für Gartengrasmücken beschreibt, auf Geschwister ansteckend wirke, wird beim Teichrohrsänger nicht beobachtet. Wie bei der Grasmücke ist auch beim Teichrohrsänger dieses Verhalten durch Funktionswechsel vom Betteln abzuleiten. Gleich wie ein älterer bettelnder Jungvogel oder der Geschlechtspartner am Nest, klappt der balzende die Flügel in zitternden Schlägen an. Bei steigender Intensität vibriert er mit ausgebreiteten Flügeln. Die Bewegung ist nicht rein ritueller Art, sondern besitzt auch lokomotorischen Wert, wie obenstehendes Protokoll zeigt. Von der normalen Flugbewegung unterscheidet sie sich deutlich durch raschere Schläge und kleineren Schlagwinkel. Der Schnabel wird wie zum Sperren geöffnet.

Manchmal ist dem Beobachter (und eventuell dem Jungvogel selbst) nicht klar, ob er nun das Geschwister anbettelt oder anbalzt. Die Situation ist vor allem zweideutig, wenn er keine Sperrlaute hören lässt und keinen Versuch unternimmt, das Futter

wegzupicken. Eindeutiges Balzflattern liegt aber sicher vor, wenn das Geschwister kein Futter hat, um das es anzubetteln wäre.

4. *Die Begattung*

Brown und Davies beobachteten die Begattung nur ein einziges Mal, kurz vor Mittag, zwei Tage vor dem Legen des ersten Eis. Das Männchen balzte unterhalb des Nestes, während das Weibchen mit dem Bau beschäftigt war. Das Weibchen hüpfte aus dem Nest und landete an einem Halm ca. 60 cm vom Männchen entfernt. Es zeigte keinerlei Bewegung zur Paarungsaufforderung und die Kopulation erfolgte als völlige Ueberraschung für den Beobachter. Wir konnten die Begattung ebenfalls einmal zum selben Zeitpunkt zufällig verfolgen. Die Partner sassen auf waagrechten Schilfhalmen nahe am Boden, lateral und einander zugekehrt, in ca. 20 cm Entfernung. Im Unterschied zu Browns Beobachtungen vibrierte hier auch das Weibchen, ebenso wie das Männchen, zur Paarungsaufforderung feinschlägig mit den Flügeln. Plötzlich sprang das Männchen auf, dann hüpfte es sogleich weg. Das Weibchen putzte sich und fuhr mit dem Nestbau fort. Laute wurden keine hörbar.

Bei Jungvögeln können Begattungsversuche vorwiegend im September beobachtet werden. Das Aufspringen erfolgt entweder völlig unvermittelt oder aus Gesangsstimmung heraus. Nur in einzelnen Fällen gehen Balzerscheinungen voraus, wie wir bereits erläutert haben. Der Aufsprung erfolgt mitunter unorientiert Kopf auf Schwanz oder quer. Das Geschwister, auf das gesprungen wird, verhält sich indifferent oder reagiert mit kurzer Aggression. Oft flattern beide Vögel gleichzeitig hoch, um sich sogleich an verschiedenen Orten zu anderen Beschäftigungen wieder niederzulassen.

Bei den Geschwistern 7, beides Männchen, springt meistens Grün auf Schwarz, selten umgekehrt. Das Weibchen Lila 5 springt nur einmal am 20. Tag auf Männchen Hellrot auf, sonst jeweils umgekehrt. Männchen 6 sehe ich nie auf seinen weiblichen Kumpan aufspringen, noch umgekehrt. Der optisch isoliert aufgezogene Troubadour, der über den normalen Termin heraus durch Fütterungen mit der Pinzette mit der Pflegerin in engem Kontakt bleibt, springt im September ab und zu auf die Hand auf (siehe S. 161).

Es ist denkbar, dass sich das Aufspringen zur Begattung von der Reaktion, ein Geschwister vom bevorzugten Ruheplatz zu verdrängen, herleiten lässt.

### 5. *Das Nestbauverhalten*

Wir wissen noch nicht, ob Männchen, Weibchen oder beide Partner die Wahl des Nistplatzes treffen. Brown und Davies beobachteten, dass in einigen Fällen das Nest an einen Schilfhalm gebaut wird, den das Männchen zuvor als Singwarte innehatte. Diese Tatsache lässt vermuten, dass das Männchen dafür massgeblich ist. Ob beim Teichrohrsänger die bei anderen Singvogelarten vorkommende Reaktion des Nestplatzzeigens existiert, ist nicht bekannt. Wie wir auf S. 157 angedeutet haben, könnte im Vergleich mit der Gartengrasmücke (Sauer 1956) der bei älteren Jungvögeln erneut und scheinbar funktionslos auftretende „dsi"-Laut mit einem derartigen Verhalten im Zusammenhang stehen.

Ueber den Nestbau des Drosselrohrsängers, der ein dem des Teichrohrsängers sehr ähnliches an Schilfhalmen aufgehängtes Nest baut, hat Kluyver (1955) genauere Studien veröffentlicht. Moll (1958) hat über einzelne Nestbaubewegungen beim Teichrohrsänger Beobachtungen angestellt. Nach Brown und Davies dauert der Nestbau ca. 7 Tage. Hauptsächlich zur Verwendung kommende Materialien sind nach Noll (1956) Blätter von alten Riedgrashalmen, Bast und Rispen von *Phragmites communis.* Wenn wir die Befunde der genannten Autoren mit unseren eigenen zusammenstellen, so ergeben sich folgende Anhaltspunkte für den Nestbau: Zuerst werden Fasern und Strohhalme an den Trägerhalmen aufgehängt. Danach werden Querverbindungen zwischen zwei bis vier Trägerhalmen hergestellt und der Nestboden gebildet. Es scheint hier nicht, wie dies beim Drosselrohrsänger der Fall ist, dass das Material zuvor befeuchtet würde. Die einzelnen Bewegungen dieses ersten Nestbaustadiums sind bis dato nicht gesichtet worden. In dieser Phase lassen sich die Altvögel besonders leicht stören. Sie reissen das Nest wieder ab und bauen es anderswo wieder auf. Sobald der Boden tragfähig ist, steht der Vogel darauf und baut nun die Nestwand rund um sich herum. Hierbei lassen sich folgende hauptsächliche Bewegungsweisen beobachten: a. Nistmaterial wird herbeigebracht und ins Nest gelegt. b. Fasern werden um die Trägerhalme gewickelt, die freihängenden Enden zum nächsten Halm hinübergezogen und damit verbunden, sodass schliesslich eine ringförmige Nestwand entsteht. c. Nach Moll (1958) werden durch Schnabelstich- und -zitterbewegungen Spinnweben in die Nestwand

hinein verarbeitet, um dieser eine filzige Festigkeit zu verleihen. (Dieselbe Bewegung beobachtete KLUYVER beim Drosselrohrsänger). d. Bei fortgeschrittenem Nestbau, wenn der Nestrand eine bestimmte Höhe erreicht hat, wird die Nestmulde mit Schilfrispen ausgelegt. Das Weibchen klettert auf die vorjährigen Halme und reisst die Blüten mit viel Energie ab. (Der Drosselrohrsänger bricht sie.) Um das Nistmaterial zusammenzupressen und zur Bildung der hohlkugelartigen Mulde legt sich der Vogel oftmals tief ins Nest hinein und strampelt unter Andrücken der Brust heftig mit den Füssen.

Bei Jungvögeln lassen sich nur einzelne unzusammenhängende Nestbaubewegungen feststellen, die wie andere Fortpflanzungserscheinungen, unvermittelt auftreten, vorwiegend im September. Nach einsetzender Zugsunruhe zeigt Lila 5 am 1. Oktober noch Nestbauverhalten, Rosa 3 am 3. Oktober, obwohl beide seit dem 24. September zugsunruhig sind. Die Nestbautätigkeit wirkt auf Geschwister nicht ansteckend. Nach Beobachtungen von BROWN und DAVIES und eigenen baut das Weibchen im Freiland allein. HOWARD, WALPOLE-BOND (zit. in BROWN und DAVIES) und MOLL schreiben auch dem Männchen Nestbautätigkeit zu. In der Aufzucht zeigen es alle vier hauptsächlich beobachteten Männchen. Hinlegen und um die Halme wickeln von Nestmaterialien kann häufig, die Strampelbewegung ein einziges Mal, bei Grün 7 (männlich) gesehen werden. Nestfasern, Fäden, Schnüre und Papierstreifen kommen zur Verwendung. Wickelbewegungen können mehrfach wiederholt werden. Das Material, welches an den glatten Holzstäben nicht hält und zu Boden fällt, wird immer wieder aufgegriffen. Ein Objekt kann erst als Beute geschlagen und anschliessend als Nistmaterial behandelt werden.

Nach unserer Ansicht lässt sich die Wickelbewegung vom Schnabelwetzen herleiten. Oftmals pickt ein Jungvogel eine Feder oder Faser auf und versucht sie durch rasche Schnabelwetzbewegungen wieder loszuwerden. Das Wickeln unterscheidet sich darin, dass die Bewegung langsamer und weitläufiger ist, der Hals eventuell gestreckt wird und der Schnabel den Halm nicht berührt. Vielfach kommen Bewegungsabläufe vor, die nicht eindeutig als Wetz- oder Wickelbewegung zu taxieren sind. Möglicherweise entwickelt sich die Schnabelstich-Bewegung, die wir selbst nie beobachten konnten, aus dem Beuteschlagen.

Eine Vorliebe, faden- und faserförmige Objekte aufzupicken, lässt sich eventuell in Bezug auf die spätere Nistmaterialsuche verstehen.

### 6. *Brutpflegeverhalten*

Dass der Füttertrieb des Jungvogels trotz häufig vorkommendem gegenseitigem Anbetteln sehr selten geweckt wird, haben wir auf S. 138 erwähnt.

Rosa 3 pickt am 18. Tag mit dem leeren Schnabel in den Sperrachen von Grün. Grün 7 hält dem sperrenden Schwarz den futterbeladenen Schnabel deutlich zum Abpicken hin am 18., 27. und 49. Tag.

Wie andere Fortpflanzungserscheinungen tritt auch das Brutpflegeverhalten nur unvollständig auf. Im einen Fall handelt es sich um „Scheinfütterung". Es wird kein Futter übertragen. Im anderen Fall findet die Gebärde zur Fütterübergabe nur intentionsweise statt. Der Jungvogel steckt das Futter nicht in den Sperrrachen des andern.

## G. Die Zugsunruhe

Durch das Einsetzen der Zugsunruhe wird die erste Phase der Juvenilzeit, die unser Untersuchungsfeld darstellt, abgeschlossen.

Ueber den Zug des Teichrohrsängers ist bisher folgendes bekannt:

1. Die allgemeine Zugsrichtung ist SW unter Meidung der Alpen (Springer 1960). Von Schweizer Vögeln liegen Beringungsfunde aus Frankreich, Spanien und Togo (Winterquartier) vor. Nach Brown und Davies ist die Zugsrichtung von Teichrohrsängern aus Nordwest-Europa mehr S, was aus Ringfunden in Frankreich und Portugal hervorgeht. Diese lassen annehmen, dass die Vögel der Küste entlang nach Gibraltar fliegen und möglicherweise in Nordwest- und West-Afrika überwintern.

2. Vögel aus Bayern (Ismaning) fliegen nach Springer Ende August und Anfang September ab. Dass der Zug schon Ende August einsetzt, beweisen auch Kontrollfänge auf der Vogelwarte Sempach: am 21.8.59 wurde ein Teichrohrsänger, der am 18.8. in Ismaning beringt wurde, in Sempach gefangen, am 28.8.58 einer, der am 30.7. in der Tschechoslowakei, Sopetsch, beringt wurde.

Andererseits konnten noch Mitte Oktober am Sempachersee Teichrohrsänger eingefangen werden, davon einer, der sich in Mauser, also vermutlich (siehe unten) noch nicht auf dem Zuge befand.

3. Der Teichrohrsänger ist im allgemeinen Nachtzieher, doch zieht er nach Schmidt-König (1958, zit. in Springer 196) auch tagsüber vorwiegend im Schilfsgürtel, seinem gewohnten Lebensraum, hält sich aber nicht streng an diesen.
Unsere Beobachtungen gelten vor allem folgenden Fragen:

a. Welches ist der allgemeine physische Zustand des Vogels beim Eintreten des Zugtriebes?

b. Zu welchem Zeitpunkt setzen die Unruheerscheinungen bei Aufzuchtsvögeln ein und zu welchen Tageszeiten wird gezogen?

c. Wie äussert sich die Unruhe in den Käfigen?

d. Welche Aussenfaktoren haben einen Einfluss auf die Unruheerscheinungen?

e. Wie lange dauert die Zugszeit?

Zu diesem Zweck wurde 1958 allabendlich von Ende September an (zu diesem Zeitpunkt hatte die Unruhe schon eingesetzt) bis Ende Dezember, teilweise noch im Januar, 1959 vom 1. September bis 10. Oktober beobachtet.

a. Der Zeitpunkt für den Beginn der Unruhe hängt von der körperlichen Disposition ab. Bei Aufzuchtvögeln 1959, die alle späten Gelegen entstammen, setzt der Zugtrieb unmittelbar nach beendeter Kleingefiedermauser ein. Wie bereits bekannt, lagern Zugsvögel subkutane Fettschichten an. Das Normalgewicht von Fänglingen beträgt zwischen 10 und 11,5 Gramm, von Aufzuchtsvögeln bis zu 14 Gramm. Zugdisponierte Vögel zeigen höhere Gewichte. Die Fettschichten sind deutlich zwischen Brustbein und Hals, in der Schlüsselbeingrube, am Bauch, an den Seitenflanken und Rücken durch ihre von der rötlich gefärbten Muskulatur und Eingeweide abstechende weissliche Färbung zu unterscheiden. Verglichen mit Fänglingen weisen die Vögel in Gefangenschaft oft bedeutend breitere Fettpartien auf. Dies kann so erklärt werden, dass durch Gefangenschaftsverhältnisse der Zugtrieb angestaut und dadurch der Fettvorrat zu wenig verbraucht wird. Eine übermässige Fettanlagerung kann den Zugtrieb verhindern oder abbrechen.

Weiss 3 wiegt am 5. Oktober bereits 18,5 gr und zeigt bis anhin keinerlei Unruheerscheinungen. Grünlinks 1 hat am 19. September sein Höchstgewicht von 19 gr erreicht und zeigt von da an keine Unruhe mehr.

Andererseits werden durch ungenügende Ernährung die Fettschichten innert kürzester Frist abgebaut und dadurch auch die Unruheerscheinungen abgebrochen.

b. Der Zeitpunkt beginnender Zugsunruhe ist in grossen Zügen gesehen altersabhängig:

| Exemplar | Schlüpftag | Alter | Beginn der Unruhe |
|---|---|---|---|
| Blau | über 1 Jahr | | 3. September |
| Grünlinks 1 | 1. Juli | 62 Tage | 1. September, ev. schon früher |
| Krummbein 2 | 14. Juli | 53 Tage | 7. September |
| Orange 2 | 14. Juli | 53 Tage | 7. September |
| Silber 2 | 15. Juli | 55 Tage | 10. September |
| Ocker 2 | 15. Juli | 57 Tage | 12. September |
| Esti 4 | 21. Juli | 52 Tage | 11. September |
| Grün 3 | 24. Juli | 62 Tage | 24. September |
| Rosa 3 | 24. Juli | 62 Tage | 24. September |
| Hellrot 5 | 31. Juli | 54 Tage | 23. September |
| Lila 5 | 31. Juli | 54 Tage | 24. September |
| Rot 6 | 1. August | 60 Tage | 29. September |
| Schwarz 7 | 4. August | 50 Tage | 23. September |
| Grün 7 | 4. August | 58 Tage | 1. Oktober |

Es scheint plausibel, die eingangs angeführte lange Zeitspanne des Wegzugs mit der Altersdifferenz der Jungvögel in Zusammenhang zu bringen, die über zwei Monate betragen kann. Bruten finden zwischen Ende Mai und Anfang August statt. Ebenso ist anzunehmen, dass Altvögel, die noch späte Bruten aufgebracht haben, später abziehen als andere.

Teichrohrsänger scheinen zur Mehrzahl dem Normaltypus der Nachtzieher (Palmgren 1943) anzugehören.

Nach kurzer Einschlafpause während der Dämmerung erwachen zugsunruhige Vögel wieder bei völliger Dunkelheit. Einzelne schlafen gar nicht ein, sondern setzen sich nur am Schlafplatz zurecht, andere erwachen erst einige Zeit später (vgl. Tabelle). Der Einschlafszeitpunkt richtet sich nach dem absoluten Helligkeitsgrad.

Die meisten zugsunruhigen Vögel schlafen vor Mitternacht wieder ein. Die abendliche Dauer der Unruhe steht nicht in pro-

portionalem Verhältnis mit ihrer Intensität. Da ohne Apparaturen gearbeitet wurde und die Beobachtungen meist vor Mitternacht abgebrochen wurden, sind eventuell erst in den frühen Morgenstunden in den Unruhetrieb kommende Exemplare nicht beachtet worden.

c. Ueber die Bewegungsweisen der Unruheerscheinungen von gekäfigten Zugvögeln existiert so gut wie keine genaue Angabe. Sauer (1955) beschreibt als einziger die Zugsbewegungen seiner Mönchsgrasmücken im Rundkäfig. Daher haben wir diesem Phänomen bei unseren Teichrohrsängern besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

In den Käfigen, von denen aus der Himmel wenig oder gar nicht gesehen werden konnte, war eine orientierte Zugsbewegung natürlich nicht möglich. Folgende Bewegungsweisen charakterisieren hier die Unruhe:

Bei schwachem Zugtrieb steht der Vogel am Ruheplatz und vibriert leicht mit hängenden Flügeln. In ansteigender Intensität kann er flügelvibrierend umherhüpfen oder auf der Sitzstange hin- und hertrippeln. Der Zugvogel kann Abflugsintentionsstellung einnehmen mit nach oben weisender Abflugsrichtung. In dieser Haltung kann er auf der Sitzstange hin- und herhüpfen oder sich rückwärts um einen senkrechten Halm drehen und das Deckgitter des Käfigs nach einem Ausgang absuchen. Er kann ruckweise Vorstösse gegen die Decke unternehmen. Manchmal versucht der Vogel tatsächlich abzufliegen, stösst an der Decke an und fällt zu Boden. Die hauptsächlichen Bewegungsweisen variieren individuell etwas und hängen wohl auch von der Lage des Käfigs zur Richtung des Lichteinfalls ab. Bei einigen Jungen nähert sich die Bewegung der von Sauer (1955) für die Mönchsgrasmücke beschriebenen, wo der Vogel seine Unruhe durch intensives Fliegen am Ort bekundet. Ruhig stehend oder seitwärts trippelnd mit leicht gespreiztem Schwanz wird mit den Flügeln geflattert. Je stärker die Flatterbewegung, umso mehr werden die Läufe gesenkt. Oftmals scheinen sich die Jungvögel zur Ruhe begeben zu wollen, schütteln kräftig das Gefieder, schlagen die Flügel übereinander, putzen sich, schlafen zuweilen wirklich für eine kurze Zeit ein und beginnen von neuem umherzuziehen. Die unruhigen Exemplare kehren immer wieder an ihren gewohnten Schlafplatz zurück. Kennzeichnend für die nächtliche Unruhe ist, dass nie Futter aufgenommen wird. (Inte-

ressanterweise nehmen die beobachteten Vögel 1958 nach Mitte November bei Temperaturen von 6 Grad und weniger öfters Futter auf, zeigen aber daneben deutliche Unruheerscheinungen. Siehe Tabelle S. 176/177 Bezeichnung Z, F.)

Während der Anstieg der abendlichen Zugsintensität meist längere Zeit erfordert, kann das Ende abrupt eintreten. Ein Individuum, das eben noch in voller Aktivität ist, kann im nächsten Moment bereits schlafen. Die Intensität kann während Stunden gleichbleiben oder auf- und abschwanken.

d. Wir stellten fest, dass die Unruhe in den Käfigen stark vom Grad der Helligkeit abhängt. Vollständige Dunkelheit wie plötzlicher Lichteinfall stoppen die Unruheerscheinungen sofort. Aufzuchtsvögel ziehen noch bei einem Helligkeitsgrad, bei dem auch der Beobachter eben einzelne Umrisse zu unterscheiden vermag.

Möglicherweise liesse sich durch genaue Versuche ein optimaler Helligkeitswert für ausgeprägteste Unruhe ermitteln.

Wie bereits Merkel (1956) beschreibt, ist das Einsetzen des Zugtriebs temperaturabhängig. Merkels Dorngrasmücken in Schlesien begannen früher zu ziehen als in Frankfurt. In von der Aussentemperatur beeinflussten Räumen lebende Teichrohrsänger zeigten bereits Ende September oder Anfang Oktober erste Unruheerscheinungen. Im Gegensatz dazu traten bei Troubadour und Schwarz, die in einem stets 20 Grad warmen Raum gehalten wurden, erst um Mitte Oktober mehrere aufeinanderfolgende Zugnächte ein. Eine Abhängigkeit von Witterung und Feuchtigkeitsgehalt der Luft lässt sich nicht feststellen. Dies ist im Hinblick auf freilebende Vögel verwunderlich in der Annahme, dass sich diese wie Grasmücken nach dem Sternenhimmel orientieren.

Auf die Frage, ob ein ziehendes Geschwister das andere ansteckt, kann nicht eindeutig geantwortet werden. In einigen Fällen scheint es, als ob Stimmungsübertragung stattfände, aber nur, wenn die körperliche Zugsdisposition vorhanden ist (Beobachtungen bei Gr. 2). Bei anderen Jungen tritt, obwohl die körperlichen Voraussetzungen gegeben sind, dennoch keine Beeinflussung ein (Beobachtungen bei Gr. 3, 7.).

e. Bei den im Jahr 58/59 beobachteten Vögeln dauert die Zugsperiode mehrere Wochen.

| | September | | | | Oktober | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 27. | 28. | 29. | 30. | 1. | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | 8. | 9. | 10. | 11. | 12. | 13. | 14. | 15. | 16. | 17. | 18. |
| Blau b . . . . | | | | | | | | Z | — | ? | Z | Z | Z | Z | — | — | — | — | — | — | Z | — |
| Blau d . . . . | — | — | — | — | — | — | — | Z | Z | Z | ? | Z | Z | Z | Z | Z | Z | — | — | — | — | Z |
| Gelb d . . . . | Z | — | — | — | — | — | — | Z | — | Z | Z | entlassen | | | | | | | | | | |
| Blau e . . . . | | Z | ? | ? | — | — | — | — | ? | ? | ? | — | Z | Z | Z | Z | Z | — | — | — | Z | Z |
| Grün f . . . . | Z | — | — | — | — | — | Z | — | Z | Z | — | Z | Z | Z | Z | Z | — | — | — | — | — | — |
| Gelb f . . . . | — | — | — | — | — | — | Z | — | Z | Z | — | Z | Z | Z | Z | Z | — | — | — | — | — | — |
| Rot f . . . . | — | — | — | — | — | — | — | — | Z | Z | — | — | — | Z | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Schwarz . . . | | Z | Z | — | Z | Z | Z | — | Z | entlassen | | | | | | | | | | | | |
| Braunweiss . . | | Z | — | — | — | Z | Z | Z | Z | — | — | Z | Z | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Troubadour . | | — | — | — | — | — | — | Z | Z | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | Z | Z |
| Weiss . . . . | | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | Z | Z | Z | Z | — |

| | Oktober | | | | | | | | | | | | | November | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 19. | 20. | 21. | 22. | 23. | 24. | 25. | 26. | 27. | 28. | 29. | 30. | 31. | 1. | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | 8. | 9. |
| Blau b . . . . | — | — | — | — | — | — | — | Z | Z, F | Z, F | Z | Z | Z, F | Z | ? | Z, F | ? | Z | Z, F | — | — | — |
| Blau d . . . . | Z | Z | Z | — | ? | — | Z | — | — | — | — | — | — | — | Z | Z | — | Z | — | — | — | — |
| Blau e . . . . | Z | Z | Z | — | — | Z | Z | — | — | — | — | Z | Z | ? | Z | Z | Z | Z | — | — | — | — |
| Grün f . . . . | — | — | — | — | — | Z | — | — | Z | Z | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Gelb f . . . . | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | † | | | | | | | | |
| Rot f . . . . | Z | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | Z | — | — | — | — | — |
| Braunweiss . . | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Troubadour . | Z | Z | Z | Z | — | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | ? | Z | Z |
| Weiss . . . . | Z | Z | Z | — | — | — | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | ? | Z | — | ? | — | — | — |

| | November | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 10. | 11. | 12. | 13. | 14. | 15. | 16. | 17. | 18. | 19. | 20. | 21. | 22. | 23. | 24. | 25. | 26. | 27. | 28. | 29. | 30. |
| Blau b | — | — | Z | Z | — | — | — | — | Z | Z, F | Z, F | Z, F | Z | — | Z, F | — | Z, F | Z, F | ? | Z, F | Z, F |
| Blau d | — | ? | — | Z | Z, F | — | — | Z, F | Z | Z, F | Z, F | Z, F | Z, F | Z, F | Z, F | Z, F | Z | Z | ? | Z, F | ? |
| Blau e | — | — | Z, F | — | Z | Z | ? | Z, F | Z | Z | — | — | Z | Z, F | Z, F | Z, F | Z, F | Z, F | ? | Z, F | ? |
| Grün f | — | ? | Z | Z | Z, F | Z | ? | — | Z | — | Z, F | — | — | — | — | — | Z, F | Z, F | ? | Z, F | ? † |
| Rot f | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | Z, F | — | — | — |
| Braunweiss | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Troubadour | Z | Z | Z | Z | Z | Z | ? | Z | Z | Z | — | Z | Z | Z | Z | ? | Z | Z | Z | Z | Z |
| Weiss | Z | — | Z | Z | Z | Z | ? | Z | Z | — | — | ? | — | Z | Z | ? | — | Z | Z | Z | Z |

| | Dezember | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1. | 2. | 3. | 4. | 5. | 6. | 7. | 8. | 9. | 10. | 11. | 12. | 13. | 14. | 15. | 16. | 17. | 18. | 19. | 20. | 21. |
| Blau b | Z, F | Z | ? | — | — | — | — | ? | — | Z | — | — | Z | — | — | — | Z | — | — | — | — |
| Blau d | Z, F | — | — | — | — | — | — | ? | — | Z | — | — | Z | — | — | — | Z | — | — | — | — |
| Blau e | Z, F | ? | Z | Z | Z | — | Z | ? | — | Z | — | Z | Z | — | Z | — | — | Z | Z | — | — |
| Rot f | — | — | — | ? | — | — | — | ? | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Braunweiss | — | — | — | — | — | — | — | ? | — | — | — | — | — | Z | Z | Z | — | — | — | — | — |
| Troubadour | Z | — | — | Z | Z | Z | Z | ? | — | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | Z | — | — | — | — |
| Weiss | Z | — | Z | Z | — | — | Z | ? | Z | Z | Z | — | ? | Z | Z | — | ? | ? | ? | Z | — |

| | Dezember | | | | | | | | | Weitere Beobachtungen am 12., 15., 16., 18., 20—24., 26., 27., 29., 30. Jan., 2., 3., 6—8., 10., 12., 19—22., 28., 29. Feb., 2. und 5. März. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 22. | 23. | 24. | 25. | 26. | 27. | 28. | 29. | 30. | |
| Blau b | — | — | ? | ? | — | Z | — | ? | — | 27. Jan., 2. Feb., 20. Feb. |
| Blau d | — | — | ? | ? | — | — | — | ? | — | 20., 23., 27. Jan., 20. Feb. |
| Blau e | — | — | ? | ? | — | Z | — | ? | — | 20., 27. Jan. |
| Rot f | — | — | ? | ? | — | — | — | ? | — | 20., 27. Jan., 20. Feb. |
| Braunweiss | — | — | ? | ? | — | — | Z | ? | Z | 20., 23., 26., 27., 29. Jan., 20. Feb., 28. Feb. |
| Troubadour | Z | Z | ? | ? | Z | — | Z | Z | — | 20.—24., 27.Jan. |
| Weiss | — | — | ? | ? | — | Z | Z | — | Z | keinerlei Unruhe. |

B e i s p i e l e (vgl. auch Tabelle: Zugsunruhe = Z):

| Exemplar | Dauer der Zugszeit |
|---|---|
| Blau d | 4. Oktober bis 1. Dezember. Im Januar einzelne Zugsnächte. |
| Blau b | 4. Oktober bis 2. Dezember. Im Januar einzelne Zugsnächte. |
| Blau e | 28. September bis 19. Dezember. Im Januar einzelne Zugsnächte. |
| Schwarz | 13. Oktober bis 10. November. Im Januar keine Unruhe. |
| Troubadour | 17. Oktober bis 29. Dezember. Im Januar mehrere Zugsnächte. |

(Da mit den Beobachtungen erst am 27. September begonnen wurde, stimmen die Anfangsdaten bei Blau b, d und e wahrscheinlich nicht mit dem Beginn der Zugszeit überein.)

Ob im Freiland die Zugunruhe ebenfalls so lange geht oder ob die ausgedehnte Unruhezeit bei Aufzuchtvögeln auf Stauungen des Zugtriebes zurückzuführen ist, kann nicht entschieden werden.

Die Vögel ziehen nicht jede Nacht, und die Häufigkeit ihrer Zugnächte unterliegt individuellen Unterschieden. Wie von anderen Zugvögeln her bekannt ist, folgt auf eine Zugperiode eine unruhefreie Zwischenperiode, in der der Fettvorrat erneuert wird. Auch bei den im Herbst 1958 während mehrerer Wochen beobachteten Vögeln treten einzelne und mehrere hintereinanderfolgende zugfreie Nächte zu individuell verschiedenen Zeitpunkten auf. Doch lassen sich, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, im Ueberblick mehrheitlich zugfreie Phasen zwischen dem 28. September und 2. Oktober, zwischen dem 14. und 16. Oktober und zwischen dem 8. und 11. November feststellen. Nach L. HOFFMANN (briefl.) sind im Freiland vom Wetter unabhängige Zugsunterbrechungen bei *Limikolen* bekannt. Es besteht die Annahme, dass dasselbe für Singvögel gilt. Da nur wenige ausführliche Beobachtungen über diese Gruppe vorliegen, dürften unsere Kontrollen über eine längere Zeitspanne für weitere Untersuchungen einen Wert haben. Wir teilen sie daher mit, obschon solche Versuche über die Zugsunruhe zu den heikelsten gehören. Käfiggenossen, Futter-, Lichtverhältnisse und akustische Störungen können von nicht abzusehendem Einfluss sein. Schlüsse auf Freilandverhalten dürfen nur mit Zurückhaltung gezogen werden.

## III. ZUSAMMENFASSENDE BETRACHTUNGEN UND VERGLEICH MIT ANDERN ARTEN

Ueberblicken wir die ersten Lebensmonate des Teichrohrsängers, so lassen sie sich, wie wir zu Beginn der Arbeit bereits andeuteten, in mehrere Abschnitte gliedern.

In der ersten Lebensphase, der eigentlichen Postembryonal- oder Praejuvenilzeit, wird das Wachstum im Grossen und Ganzen vollendet. Diese Zeitspanne umfasst beim Teichrohrsänger wie bei anderen kleinen Sperlingsvögeln ca. 4 Wochen. In ihr entwickeln sich einerseits die Organe und Strukturen des Körpers, parallel dazu bildet sich das Verhaltensinventar aus, welches den Vogel zu vollständig selbständiger individueller Erhaltung befähigt. Einzig einige im Dienste der Fortpflanzung stehende Erscheinungen treten erst in der Juvenilzeit auf und gelangen im ersten Lebensjahr noch nicht zur vollständigen Reife.

Die Postembryonalzeit lässt sich in weitere Unterabschnitte gliedern, deren Grenzen durch das Auftreten und Reifen neuer Verhaltensweisen und das Wachstum von Körperstrukturen festgelegt werden, die den Jungvogel in seiner Umweltsbeziehung entscheidend beeinflussen. Wir haben besonderes Gewicht darauf gelegt, die Entwicklungsschritte der Verhaltenselemente ganz genau zu verfolgen.

In einer ersten Phase bezieht sich die ganze Aktivität des Nestlings auf die Ernährung und Thermoregulation. Das gesamte Verhalten des Jungvogels hängt von dem des Altvogels ab und ist mit diesem verschränkt. Einerseits ist es Auslöser für bestimmte Reaktionen im Altvogel, andererseits Antwort auf bestimmte Handlungen desselben gemäss eines auf einfachsten Merkmalen beruhenden AAM.

Folgende Verhaltensverschränkungen liegen vor:

| Jungvogel | Altvogel |
|---|---|
| Sperren: aktive Verhaltensweisen<br>Gestaltsmerkmale | Füttern, Futterbeschaffung |
| Kotabgabe | Kotabwarten und -abnahme |
| Vorhandensein in der Nestmulde,<br>Gestaltmerkmale, Lagerichtung,<br>eventuell Laute | Hudern |
| Vorhandensein, Gestaltmerkmale | Putzen |
| Vorhandensein | Alarmreaktion |

Die Reaktion im Elterntier wird nicht nur durch aktive Verhaltensweisen des Jungvogels, sondern auch durch das blosse passive Vorhandensein ausgelöst.

Am 5./6. Tag beginnt eine neue Phase, die durch das Auftreten und Reifen neuer Bewegungsformen, Laute und orientierte Reaktionsfähigkeit charakterisiert wird. Gleichzeitig ändern sich durch das Körperwachstum auch die morphologischen Merkmale. Die Beziehungssysteme wandeln sich. Parallel zu den Schlüsselreizen erweitert sich der AAM. Er wird merkmalsreicher. Sowohl durch Reifung und Differenzierung angeborener Bewegungsweisen im Jungvogel als durch darübergelagerte Lernprozesse wird die mit der Ernährung verbundene Beziehung Sperren-Füttern komplizierter und spezifischer.

| Erste mögliche Schlüsselreize des Jungvogels für den Altvogel | Erste mögliche Schlüsselreize des Altvogels für den Jungvogel |
|---|---|
| Bewegungen: Aufrichten des Körpers, Oeffnen des Schnabels. Erscheinungsmerkmale: geöffneter Sperrachen, intensive Rachenfärbung, Wulst, Zungenpunkte. | verschiedenartige Laute, Geräusche: Knacken der Schilfhalme. Erschütterung Berührungsreize |
| Erweiterung der Schlüsselreize nach dem 5. Tag: | |
| Recken des Halses, Sperrlaute | Spezifische, arttypische Laute Erschütterung schwache Berührungsreize. |
| 7. Tag: Bewegung des Kopfes | vom 7. Tag an optische Reize. Auf diesem Gebiet lernt der Jungvogel in den folgenden Tagen den Altvogel als alleinigen Futterspender erkennen und vermag seine Reaktion zu richten. |

Durch das Auftreten der ersten Schreckreaktionen und der zugehörigen Laute wird ein neues Aktions-Reaktions-System geschaffen. Putz-und Entspannungsbewegungen, die am 6. und 7. Tag einsetzen, sind die ersten Handlungen, die den Nestling der selbständigen Erhaltung näherbringen. Der Putztrieb des Elters lässt nach. Die Verhaltensverschränkung löst sich in den folgenden Tagen auf.

Durch die Federentwicklung und die parallel dazu zunehmende thermische Regulationsfähigkeit geht die Hudertätigkeit allmählich zurück. Neue, spezifische Stimmungen kennzeichnende Laute beginnen sich zu entwickeln, haben aber erst zu Beginn einer nächsten Phase ihre endgültige Form erreicht.

Einige davon spielen vor allem nach dem Ausfliegen für den Zusammenhalt der Familie eine Rolle (Ortungslaut, Zusammenrücklaut).

Mit dem Auftreten des Flügelbettelns und Entgegenkommens bzw. Nachfolgens wird der AAM der Altvögel wiederum bereichert. Dies ist erforderlich, um ihre Fütteraktivität nach dem Ausfliegen gleichermassen zu erhalten. Das Lauter- und Tieferwerden der Sperrlaute trägt mit dazu bei. Mit Verlassen des Nestes setzen mehrere Verhaltensweisen des Altvogels, die im Dienst der Jungenfürsorge stehen, gänzlich aus: das Hudern, die Kotabnahme und die Putztätigkeit. Die verbleibenden Handlungen, Füttern und Warnen vor Feinden haben dafür erst ihre höchste Entfaltung erreicht. Die ersten Fortbewegungsversuche werden unternommen. Erste im Dienste der selbstständigen Nahrungsaufnahme stehende Bewegungen setzen ein: auffällige Dinge zu beachten, Bewegliches zu verfolgen, sowie die Pick-und Schnappreaktionen, die aber noch nicht Nahrungsaufnahme zur Folge haben. Endogen wird das Picken durch Neugier und leichte Hungergefühle bestimmt. Dazu kommen äussere Reize, welche die Reaktion auslösen und richten. Mit zunehmender Beweglichkeit und damit verbundener Vergrösserung des Aktionsraumes wird die Pickintensität gesteigert.

Erst zwischen dem 16. und 18. Tag sind die ererbten Verhaltenselemente vollständig entwickelt, die zur selbstständigen Nahrungsaufnahme befähigen: Beute zu zerdrücken, zu schlagen, zu walken und in den Rachen zurückzubefördern. Damit wird eine letzte Postembryonalphase eingeleitet. Durch Uebung und durch Versuch- und Irrtum-Lernen vergrössert sich die selbständig aufgenommene Nahrungsmenge von Tag zu Tag. Der Jungvogel ist nun imstande, relativ geschickt von Halm zu Halm zu hüpfen, was sich vorwiegend durch Wachstumsprozesse zentralnervöser und eventuell muskulärer Art entwickelt. Durch anhaltendes Wachstum des Grossgefieders entwickelt sich die Flugfähigkeit weiterhin. Damit verbunden vermag der Jungvogel vermehrt fliegender Beute nachzujagen und sich vor Feinden zu sichern.

Zwischen dem 22. und 25. Tag ist die Selbständigkeit so weit ausgebildet, dass sich die Beziehungssysteme Füttern-Sperren, Alarm-Flucht bzw. Alarm-Erstarren abzubauen beginnen. Das Zustandekommen aller Reaktionen, sowie deren Nachlassen und Aussetzen sind nicht nur auf äussere Auslöser, sondern auch auf Innenfaktoren zurückzuführen. Inwieweit Lernprozesse für den Abbau Einwirkung haben, ist nicht ohne weiteres zu entscheiden. Die Auflösung von Beziehungen, die auf der Entwicklung von selbständigen Handlungen der Jungvögel beruhen, ist nicht ein einseitig bedingter, sondern auf Wechselwirkung beruhender Vorgang, so die Körperpflege, die Reaktion auf Feinde und die Nahrungsversorgung. Greifen wir als Beispiel die Ernährung heraus: Einerseits geht der Jungvogel zur selbständigen Nahrungsversorgung über, sobald die dazu erforderlichen Bewegungen herangereift sind. Daher bettelt er weniger häufig und fliegt seltener auf den futtertragenden Altvogel, bzw. die Pflegerin zu. Dadurch werden die den Füttertrieb auslösenden Reize vermindert. Erneute Paarungsstimmung kann zum Ausbruch kommen. Andererseits lässt durch erneuten Paarungstrieb die Fütteraktivität nach, was den Jungvogel animiert, vermehrt selbständig Futter aufzunehmen. Bettelverhalten, Nachfolgetrieb und Alarmreaktionen können allerdings später zu sozialen und geschlechtlichen Kontaktsituationen werden. Möglicherweise gehen diese im Freiland in fliessendem Uebergang aus der Elter-Kindbeziehung hervor.

Der Brutpflegetrieb bei Altvögeln kann durch länger andauernde Wirkung von Aussenreizen über den natürlichen Zeitpunkt hinaus erhalten werden. Dies zeigen Aufzuchten des Kuckucks, der nach HEINROTH (1924/26) eine Nestlingsdauer von 20 Tagen hat und danach weitere 3 Wochen gefüttert werden muss, bis er sich selbständig erhalten kann. Durch dauerndes Ersetzen von Nestlinge durch jüngere könnte eventuell gezeigt werden, wie lange Aussenreize den Brutpflegetrieb wachzuhalten vermögen. Das dies nicht beliebig lang möglich sein würde, ersehen wir aus den Beobachtungen von NOLL (1958), bei denen eine Goldammer eine letzte noch unflügge Brut im Stich lässt, da sie in die Mauser gekommen ist. Obwohl die äusseren Auslöser noch vorhanden sind, spricht der Altvogel, dessen Disposition sich geändert hat, nicht mehr darauf an. Bei Amseln stellte er fest, dass bei letzten Bruten der Führungstrieb länger anhält, da die Altvögel nicht mehr in

Paarungsstimmung kommen. Nach Kluyver (1951 zit. in Hinde 1952) werden Erstbruten von Kohlmeisen 6-8 Tage nach Verlassen des Nestes weitergefüttert, Zweitbruten zwei und mehr Wochen. Nach Gwinner (1961) liegen ähnliche Verhältnisse beim Zilpzalp vor. Auch umgekehrt lässt sich durch stetes Einwirken von Aussenreizen der Betteltrieb des Jungen weiterhalten, aber nicht unbeschränkt. Bei weit über den natürlichen Termin hinaus am Sperren gehaltenen Jungvögeln kann nicht mehr von einer ursprünglichen Elter-Kindbeziehung die Rede sein.

Diese zusammenfassenden Betrachtungen gelten im Wesentlichen auch für andere Singvogelarten. Doch entwickeln sich Verhaltensweisen und Körperstrukturen zu verschiedenen arteigenen Zeitpunkten, die in Abhängigkeit zur Nestlingsdauer und Körpergrösse stehen. Damit verbunden verschieben sich die markanten Einschnitte der Entwicklung. Der Teichrohrsänger gehört zu den Singvogelarten, die das Nest sehr früh in noch flugunfähigem Zustand verlassen. Verhaltensweisen wie die selbständige Nahrungsaufnahme und die Fortbewegung reifen mit den zugehörigen Körperstrukturen erst nach Verlassen des Nestes heran. Im Gegensatz dazu treten bei Arten mit verlängerter Nestperiode diese Bewegungsweisen auch erst mit dem Ausfliegen auf, müssen dann aber fast nur oder ausschliesslich durch Uebung vervollkommnet werden. Diesen Schluss ziehen wir daraus, dass ihre Führungsperiode im Gegensatz zu Freibrütern verkürzt ist. Beim Star dauert sie acht, bei der Rauchschwalbe drei bis fünf Tage, hingegen bei Vögeln mit kurzer Nestzeit ca. 14 Tage. Wenn wir die Körperentwicklung des Teichrohrsängers der von ausgesprochen lange im Nest hockenden Arten gegenüberstellen, so lassen sich keine generellen Unterschiede erkennen. Beim Teichrohrsänger als Vertreter von Passeres mit kurzer Nestlingszeit wachsen Schnabel, Grossgefieder und weitere Dunen des Kleingefieders (Raine) nach der Nestperiode noch weiter, wie dies beim Kleiber und der Rauchschwalbe, die zu den lange im Nest verweilenden Arten gehören, in der zweiten Nesthälfte geschieht. Die Extremitäten dieser beiden Arten sind hingegen bereits zu dem Zeitpunkt ausgewachsen, zu dem sie vermutlich, wenn sie Bodenbrüter wären, das Nest verlassen würden.

Eine Entwicklungsverzögerung von 2-3 Tagen gegenüber der des Teichrohrsängers ist wohl vorwiegend auf Grössenunterschiede

zurückzuführen. Freibrüter, wie der Steinschmätzer und Wiesenpieper, die ca. gleich schwer sind wie die zum Vergleich herangezogenen Nesthocker, weisen nach WAGNER (1958) dieselbe Verschiebung in der Gefiederentwicklung auf.

Zur Unterfamilie der *Sylviinae* (MAYR und AMADON 1951) gehörend, sind die nächsten Verwandten des Teichrohrsängers, deren Entwicklung genauer untersucht worden ist, die von SAUER (1954) und 1956) beschriebene Dorn-und Gartengrasmücke und der von GWINNER (1961) beschriebene Zilpzalp. Verhaltensweisen und Körperstrukturen entwickeln sich in sehr ähnlicher Zeitfolge. Obwohl der Zilpzalp das Nest als Höhlenbrüter erst zwischen dem 13. und 16. Tag verlässt, zeigt er (nach GEISSBÜHLER 1954) ca. dieselben Feder-und Gewichtsentwicklung. Besonders das Bettel- und Geschlechtsverhalten des Teichrohrsängers weist viele gemeinsame Merkmale mit dem der Grasmücke auf, währenddem grössere Unterschiede beim Weidenlaubsänger vorliegen (HOMANN 1960). Die Verhaltensweisen von Grasmücken scheinen aber differenzierter zu sein als die von Teichrohrsängern.

Ein dem „Steinchenspiel" der Gartengrasmücke entsprechendes auf freiem Experimentieren beruhendes Spiel gelingt bei unserer Art nicht. Soviel wir beobachten konnten, sind hier nur reine Instinktspiele: Beute-, Bettel-, Jagd- und Fortpflanzungsspiele möglich.

Das Geschlechtsverhalten ist, soweit dieser Schluss aus den noch lückenhaften Kenntnissen der Verhältnisse beim Teichrohrsänger gezogen werden darf, bei Grasmücken differenzierter.

Abschliessend wollen wir die für den Teichrohrsänger typischen Verhaltensweisen kurz zusammenfassend überblicken. Erst genaue vergleichende Beobachtungen bei anderen *Acrocephalus*-Arten werden ermitteln, welche Züge für die ganze Gattung gelten.

1. Die Reaktionsfähigkeit und -emfindlichkeit auf bestimmte sperrauslösende Reize scheint, verglichen mit anderen Arten (Dorngrasmücke, SAUER; Buchfink, PRECHTL; Amsel, MESSMER) arteigen zu sein.

2. Alle Lautäusserungen sind arttypisch.

3. Im Gegensatz zu bisher beschriebenen Passeres kratzen sich Teichrohrsänger ausschliesslich und lebenslänglich vornherum, das heisst unter dem Flügel durch.

4. Der Teichrohrsänger verfügt über einen besonders ausgeprägten Klammerreflex.

5. Durch das Biotop, den Schilfgürtel bedingt und diesem angepasst, unterliegt die Fortbewegungsweise, das Hüpfen von Halm zu Halm, einer besonderen Entwicklung, die teils auf Reifungs-, teils auf Lernprozessen (Uebung) beruht.

6. Ebenso dem Biotop angepasst ist die besondere Badeweise.

7. Ob die Bewegungsweisen des selbständigen Nahrungserwerbs und die Wahl des Futters art- oder gattungstypische Merkmale enthalten oder für die ganze Familie der *Muscicapidae* (Mayr und Amadon 1951) gültig sind, können erst weitere vergleichende Versuche zeitigen.

8. Dass das Bettelverhalten als soziale Kontaktnahme weiterbesteht, ist eventuell eine Gefangenschaftserscheinung. Sollte dies aber auch im Freiland der Fall sein, so wäre es für unsere Art oder für die Gattung typisch.

9. Die Verhaltensweisen, die im Dienst der Fortpflanzung stehen, sind arttypisch, weisen aber grosse Ähnlichkeit mit denen des Drosselrohrsängers auf.

Die Körperentwicklung und Grundzüge des Verhaltens lassen sich mit der anderer Singvogelarten auf einen gemeinsamen Nenner bringen. Die besonderen Eigenheiten unserer Art kommen vor allem in den dem Biotop angepassten Verhaltensweisen zum Ausdruck. Ausserdem haben wir auf die Ausführung derjenigen Verhaltensweisen besonderen Wert gelegt, auf die bei näher verwandten Gattungen nicht genauer eingegangen worden ist.

## Zusammenfassung

Ueber die Verhaltensentwicklung des Teichrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus* H.) etwas genaueres zu erfahren, interessierte uns deshalb, da seine Lebensweise durch das Biotop, den Schilfgürtel, ein besonderes Gepräge erhält.

Wir haben versucht, die Entwicklung der Bewegungsformen und und Lautäusserungen möglichst gesamthaft zu erfassen. Parallel dazu untersuchten wir die Körperentwicklung anhand von Messungen und Beschreibungen.

Eingehende Freilandstudien wurden durch Beobachtungen und Experimente an künstlich aufgezogenen Vögeln erweitert. Für das Verhalten nach Verlassen des Nestes mussten wir uns weitgehend auf die Beobachtungen bei Gefangenschaftstieren stützen.

Wir verfolgten genau den schrittweisen Reifungsprozess der einzelnen Bewegungsformen. Reifungsvorgänge und Lernprozesse suchten wir klar abzugliedern. Besondere Beachtung schenkten wir den auf das Leben im Schilfbiotop angepassten Verhaltensweisen, so der Entwicklung der Fortbewegung an den senkrechten Schilfhalmen (S. 122-123). Auch die sperrauslösenden Reize sind durch das Biotop geprägt. Eine zusammenfassende Darstellung darüber gibt S. 100 Ferner wurde auf Verhaltensweisen besonders eingegangen, die bei verwandten Gattungen nicht so ausführlich geschildert sind. Hier seien einige der wichtigsten erwähnt: das Verlassen des Nestes und die Auslöser für diesen Vorgang (S. 117-120), das Bettelverhalten bei der Futterübertragung zwischen den Geschlechtspartnern am Nest (S. 105-109), dies vor allem im Vergleich mit dem jugendlichen Sperrverhalten. Dessen Bewegungskomponenten, Entwicklungszustände, Abbauerscheinungen und parallel dazu die schrittweise Entwicklung der selbständigen Nahrungsaufnahme beschäftigten uns sehr.

Das Verhalten des Jungvogels während der Postembryonalzeit wurde nicht nur als eine Zeitfolge von Entwicklungsabläufen dargestellt, sondern auch im Zusammenwirken mit dem Altvogel betrachtet. Daher haben wir auch dessen Verhaltensweisen, soweit sie auf die Jungenfürsorge bezogen sind, mitverwertet.

Die Auflösungsphasen einzelner Verhaltensverschränkungen durch das Einsetzen selbständiger Verhaltensweisen im Jungvogel, durch das Verlassen des Nestes oder durch aufkommende geschwisterliche oder soziale Beziehungen ist genau beobachtet und durch Experimente erweitert worden. Eine zusammenfassende Darstellung über die Beziehungssysteme Alt-Jungvogel und deren Auflösung ist auf S. 180-183 zu finden.

Die Entwicklung der Lautäusserungen wurde zwar nicht an schallisolierten Exemplaren verfolgt, da sie auch nicht das Hauptproblem unserer Arbeit war. Dennoch lassen sich Schlüsse auf angeborene und erlernte Formen ziehen.

Ueber die eigentliche Postembryonalzeit hinausgehend, die unser hauptsächliches Untersuchungsfeld darstellte, beobach-

teten wir die Spiele der Jungvögel, die den verschiedenen Instinktkreisen: Nahrungsverhalten, Fortbewegung etc. zugeordnet sind und an den entsprechenden Orten erwähnt werden. Erste Erscheinungen vorzeitigen Fortpflanzungsverhaltens wurden mit bereits bekannten Verhaltensweisen von Adultvögeln verglichen.

Durch das Einsetzen der Zugsunruhe, das Fragen nach äussern und innern Faktoren zu ihrer Auslösung und Dauer aufwarf, schliesst unsere Arbeit ab.

Wie in den zusammenfassenden Betrachtungen S. 179-185 geschildert wird, überblickten wir die ersten Lebensmonate gesamthaft und kamen zu einer Gliederung in mehrere Abschnitte, deren Grenzen durch das Auftreten neuer Verhaltensweisen und Umweltsbeziehungen gesetzt werden. Wir versuchten, unsere Art in das Allgemeinbild der Singvogelentwicklung hineinzustellen, indem wir sowohl mit verwandten, bereits beschriebenen, als auch mit gegensätzlichen Arten Vergleiche zogen. Dadurch konnten die für unsere Art typischen Verhaltensweisen am Schluss herauskristallisiert werden.

## RÉSUMÉ

La Rousserolle effarvate (*Acrocephalus scirpaceus* H.) présente des adaptations en relation avec le milieu où elle évolue: la roselière. L'auteur étudie l'évolution ontogénétique des mouvements et des manifestations vocales et, parallèlement, le développement corporel. Les observations dans la nature ont été complétées par des études et des expériences sur des oiseaux en captivité. L'auteur a porté spécialement son attention sur le développement des mouvements en relation avec la verticalité des tiges de roseaux. L'étude porte aussi sur divers comportements tels que les conditions dans lesquelles les jeunes quittent le nid, le transfert de la nourriture entre parents, comparé à la quête d'aliment par les jeunes, les composants de certains mouvements, les stades de développement, le passage à l'alimentation autonome, les jeux d'instincts des jeunes. Le travail se termine par des observations sur les signes précurseurs de la migration.

L'auteur arrive à schématiser le développement individuel chez cette espèce en le subdivisant en stades définis par l'apparition de nouveaux comportements, ces stades facilitant la comparaison

tant avec des espèces voisines déjà décrites qu'avec des espèces de comportement très différent.

## SUMMARY

The Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus* H.) presents adaptations to the biotope in which it lives i.e. the reed bed. The author has studied the ontogenetical evolution of movements and of vocal sounds simultaneously with the body development. Observations in the field have been completed by experimental studies on birds in captivity. The author has given special attention to the development to move about in relationship to the vertical position of the reeds. The different gaping releasers are also dependant on the biotope. The author has studied especially the behaviour patterns which have not been described in detail in related species, e. g. the conditions under which the fledgelings leave the nest, the mutual begging behaviour between parent birds when transferring food on the nest-site. This was compared with the food questing of the young. Its components of movements, the developmental stages and the starting and progressing of autonomous feeding were studied.

The behaviour of the young bird was also presented in interaction with the behaviour of the parents. Therefore their forms of behaviour were studied as far as they are concerned with the young. The links of behaviour patterns between young and adult bird are broken again when independant movements mature, the young leave the nest and brotherly and social relationships arise.

The development of the calls was not studied in isolated birds. But nevertheless conclusions about innate and learned sounds can be drawn.

The author did not only study the postembryonic phase (about 4 weeks) but also the following period, especially the games of the young, belonging to different instincts: feeding, locomotion, reproduction. The first signs of premature reproductive behaviour were compared with the behaviour patterns of adult birds.

The paper ends with observations on the signs heralding migration.

The author succeeds in building an individual developmental diagram of this species, that may be subdivided into definite stages

as new types of behaviour appear. These stages make it easier to compare this species not only with already known neighbouring species but also with very different ones.

## LITERATUR


Armstrong, E. A. 1947. *Bird display and behaviour.* London.

Bösinger, E. und Guilcher, I. M. 1955. *Un oiseau est né.* France.

Brown, P. E. and M. G. Davies. 1949. *Reed-Warblers. An introduction to their breeding-biology and behaviour.* East Molesey.

Burckhardt, D. 1954. *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker.* Rev. suisse Zool.: 61, 522-633.

Bussmann, J. 1943. *Brutbiologie des Kleibers (Sitta europaea* L.*)* Ornith. Beob. 40: 57-67.

Cox, G. 1960. *A live history of the mourning warbler (Oporornis philadelphia).* The Wilson Bulletin, 72: 5-28.

Curio, E. 1959. *Verhaltensstudie am Trauerschnäpper (Muscicapa h. hypoleuca* Pallas*).* Beiheft 3 zu Z. Tierpsychol.: 1-118.

Geissbühler, W. 1954. *Beitrag zur Biologie des Zilpzalps (Phylloscopus collybita).* Ornith. Beob. 51: 71-99.

Goethe, F. 1955. *Beobachtungen an Aufzuchten von jungen Silbermöwen (Larus argentatus argenteus* Brehm*).* Z. Tierpschol. 12: 402-433.

Gwinner, E. 1961. *Beobachtungen über die Aufzucht und Jugendentwicklung des Weidenlaubsängers (Phylloscopus collybita).* Journ. f. Ornith. 102: 1-22.

Haartmann, L. v. 1953. *Was reizt den Trauerfliegenschnäpper zu füttern?* Vogelwarte, 16: 157-164.

Heinroth, O. und M. 1924 und 1926. *Die Vögel Mitteleuropas, I.* Berlin-Lichterfelde.

Hinde, R. A. 1952. *The behaviour of the Great Tit (Parus maior) and some related species.* Behaviour suppl., 2: 1-99.

Holzapfel, M. 1939. *Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars.* Journ. f. Ornith., 87: 525-553.

Homann, P. 1960. *Beitrag zur Verhaltensbiologie des Weidenlaubsängers (Phylloscopus collybita).* Journ. f. Ornith., 101: 195-224.

Howard, H. E. 1910. *The British Warblers, Reed-Warbler (Acrocephalus scirpaceus* H.*).* London.

Kluyver, H. N. 1955. *Das Verhalten des Drosselrohrsängers (Acrocephalus arundinaceus* L.*) am Brutplatz mit besonderer Berücksichtigung der Nestbautechnik und Revierbehauptung.* Ardea, 43; 1-48.

Lack, D. 1939. *The behaviour of the Robin I. (Erithacus rubecula melophilus* H.*).* Soc. Lond. A. : 169-219.

Löhrl, H. 1950. *Verhalten einiger Singvögel vor und nach dem Flüggewerden.* Vogelwarte, 15: 213-219.

LORENZ, K. 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels*. Journ. f. Ornith., 83: 137-413.

MARLER, P. 1956. *Behaviour of the Chaffinch (Fringilla coelebs)*. Behaviour Suppl. 5: 1-179.

MAYR, E. and D. AMADON. 1951. *A classification of recent birds*. American museum, Novitates, 1496: 1-42.

MERKEL, F. W. 1956. *Untersuchungen über tages- und jahres-periodische Aktivitätsänderungen bei gekäfigten Zugvögeln*. Z. Tierpsychol., 13: 278-301.

MESSMER, E. und I. 1956. *Die Entwicklung der Lautäusserungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (Turdus merula merula* L.*)*. Z. Tierpsychol., 13: 341-441.

MEYER-HOLZAPFEL, M. 1956. *Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen*. Z. Tierpsychol., 13: 442-492.

MOLL, K. H. 1958. *Beobachtungen beim Bau eines Teichrohrsängernestes*. Falke, 5: 83-86.

NOLL, H. 1953. *Beringungsergebnisse von Rohrsängern, insbesondere des Drosselrohrsängers im Unterseegebiet*. Ornith. Beob. 50: 36-41.

— 1956. *Bestimmungstabelle für Nester und Eier einheimischer Vögel*. Basel.

— 1958. *Das Vogelleben im Jahresverlauf*. 2. Aufl. Basel.

PALMGREN, P. 1949. *Studien über die Tagesrythmik gekäfigter Zugvögel*. Z. Tierpsychol., 6: 44-85.

PORTMANN, A. 1938. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. I. Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner- und Sperlingsvögel*. Rev. suisse Zool., 45: 243-348.

— 1954. *Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta XI Congr. Int. Orn.: 138-151.

PETERSON, R. 1959. *Die Vögel Mitteleuropas*. Hamburg und Berlin.

PRECHTL, H. F. R. 1953. *Zur Physiologie der auslösenden Mechanismen. Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel*. Behaviour, 5: 32-50.

SAUER, F. 1954. *Die Entwicklung der Lautäusserungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken (Sylvia c. communis* Latham*) im Vergleich mit später isolierten und wildlebenden Artgenossen*. Z. Tierpsychol., 11: 10-93.

— 1956. *Ueber das Verhalten junger Gartengrasmücken (Sylvia borin* Bodd.*)*. Journ. f. Ornith., 97: 156-189.

SAUER, F. und E. 1955. *Zur Frage der nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken*. Rev. suisse Zool., 62: 250-259.

SÉGUY, E. 1936. *Code universel des couleurs*. Paris.

SPRINGER, H. 1960. *Studien an Rohrsängern*. Anzeiger der Orn. Gesellschaft in Bayern, 5: 389-433.

SUTTER, E. 1941. *Beitrag zur Kenntnis der post-embryonalen Entwicklung des Wendehalses (Jynx torquilla* L.*)*.

TINBERGEN, N. und D. J. KUENEN. 1939. *Ueber die auslösenden und richtungsgebenden Reizsituationen der Sperrbewegungen von jungen Drosseln (Turdus m. merula* L. *und T. e. ericetorum* Turten*)*. Z. Tierpsychol., 3: 37-60.

TINBERGEN, N. 1952. *The study of instinct.* Uebersetzt von O. Koehler. Berlin.

TREUENFELS, H. v. 1940. *Zur Biologie und Psychologie des Weidenlaubsängers.* Journ. f. Ornith., 88: 509-536.

WAGNER, G. 1958. *Beobachtungen über Fütterungsrythmus und Nestlingsentwicklung bei Singvögeln im arktischen Sommer.* Ornith. Beob., 55: 37-54.

WACKERNAGEL, H. 1954. *Der Schnabelwulst des Stars (Sturnus vulgaris* L.*)*. Rev. suisse Zool., 61: 10-79.